Biologia Vegetal

QUINTA EDIÇÃO

Peter H. Raven

Missouri Botanical Garden e
Washington University, St. Louis

Ray F. Evert

University of Wisconsin, Madison

Susan E. Eichhorn

University of Wisconsin, Madison

Conteúdo Resumido

CAPÍTULO 1 Introdução à Botânica, 1

SEÇÃO 1 ***A Célula Vegetal: Estrutura e Metabolismo,*** 12

CAPÍTULO 2 Introdução à Célula Eucariótica, 13

CAPÍTULO 3 A Composição Molecular das Células, 42

CAPÍTULO 4 O Movimento de Substâncias para dentro e para fora das Células, 56

CAPÍTULO 5 O Fluxo de Energia, 68

CAPÍTULO 6 Respiração, 78

CAPÍTULO 7 Fotossíntese, 90

SEÇÃO 2 ***Genética e Evolução,*** 110

CAPÍTULO 8 Genética e Hereditariedade, 111

CAPÍTULO 9 O Processo de Evolução, 138

SEÇÃO 3 ***Diversidade,*** 156

CAPÍTULO 10 A Classificação dos Seres Vivos, 157

CAPÍTULO 11 Bactérias e Vírus, 172

CAPÍTULO 12 Fungos, 192

CAPÍTULO 13 Protista I: "Fungos" Aquáticos, Organismos Pseudoplasmodiais, Mixomicetos, Quitrídias e Algas Unicelulares, 226

CAPÍTULO 14 Protista II: Algas Vermelhas, Pardas e Verdes, 248

CAPÍTULO 15 Briófitas, 276

CAPÍTULO 16 Plantas Vasculares sem Sementes, 294

CAPÍTULO 17 Gimnospermas, 333

CAPÍTULO 18 Introdução às Angiospermas, 354

CAPÍTULO 19 Evolução das Angiospermas, 374

SEÇÃO 4 ***O Corpo da Planta das Angiospermas: Estrutura e Desenvolvimento,*** 408

CAPÍTULO 20 Desenvolvimento Inicial do Corpo da Planta, 409

CAPÍTULO 21 Células e Tecidos do Corpo Vegetal, 420

CAPÍTULO 22 A Raiz: Estrutura e Desenvolvimento, 436

CAPÍTULO 23 O Sistema Caulinar: Estrutura Primária e Desenvolvimento, 454

CAPÍTULO 24 Crescimento Secundário em Caules, 484

SEÇÃO 5 ***Fisiologia das Plantas com Sementes,*** 508

CAPÍTULO 25 Regulação do Crescimento e Desenvolvimento: Os Hormônios Vegetais, 509

CAPÍTULO 26 Fatores Externos e o Crescimento dos Vegetais, 534

CAPÍTULO 27 Nutrição Vegetal e Solos, 552

CAPÍTULO 28 O Movimento da Água e Solutos nas Plantas, 574

SEÇÃO 6 ***Ecologia e o Desenvolvimento Humano,*** 592

CAPÍTULO 29 A Dinâmica de Comunidades e Ecossistemas, 593

CAPÍTULO 30 Os Biomas, 612

CAPÍTULO 31 Plantas e os Povos, 638

APÊNDICE A: Fundamentos de Química, 662

APÊNDICE B: Tabela Métrica e Escalas de Conversão de Temperatura, 674

APÊNDICE C: Classificação dos Organismos, 676

APÊNDICE D: Eras Geológicas, 683

GLOSSÁRIO, 685

CRÉDITOS DAS ILUSTRAÇÕES, 707

ÍNDICE ALFABÉTICO, 711

Conteúdo

CAPÍTULO 1 **Introdução à Botânica,** 1

A Evolução das Plantas, 1
A Evolução das Comunidades, 5
O Aparecimento dos Seres Humanos, 7
Resumo, 11
Sugestão para Leituras Adicionais, 11

SEÇÃO 1 ***A Célula Vegetal: Estrutura e Metabolismo,*** *12*

CAPÍTULO 2 **Introdução à Célula Eucariótica,** 13

Procariontes e Eucariontes, 14
A Célula Vegetal, 14
Ensaio: Origem da Teoria Celular, 15
Membrana Plasmática, 16
Núcleo, 16
Plastídeos, 17
Mitocôndria, 20
Microcorpúsculos, 22
Vacúolos, 22
Ensaio: Visualizando o Mundo Microscópico, 22
Ribossomos, 24
Retículo Endoplasmático, 24
Complexo de Golgi, 25
Citoesqueleto, 26
Substâncias Ergásticas, 27
Flagelos e Cílios, 28
Ensaio: O Papel da Actina e Miosina na Corrente Citoplasmática em Células de Algas Gigantes, 29
A Parede Celular, 30
Plasmodesmas, 33
Divisão Celular, 34
O Ciclo Celular, 34
Ensaio: O Papel dos Microtúbulos na Divisão Celular: Microscopia por Imunofluorescência, 37
Resumo, 40

CAPÍTULO 3 **A Composição Molecular das Células,** 42

Moléculas Orgânicas, 42
Carboidratos, 43
Lipídios, 47
Ensaio: Datação por Carbono Radiativo, 48
Proteínas, 49
Ácidos Nucléicos, 55
Outros Derivados de Nucleotídeos, 55
Resumo, 55

CAPÍTULO 4 **O Movimento de Substâncias para dentro e para fora das Células,** 56

Princípios do Movimento da Água, 56
Ensaio: Embebição, 58
Estrutura das Membranas Celulares, 61
Transporte de Solutos através das Membranas, 61
Ensaio: Estudo de Canais Iônicos pelo Monitoramento de *Patch-Clamp*, 62
Endocitose e Exocitose, 63
Transporte Via Plasmodesmas, 65
Resumo, 66

CAPÍTULO 5 **O Fluxo de Energia,** 68

As Leis da Termodinâmica, 68
Reações de Oxidação-Redução, 71
As Enzimas e os Sistemas Vivos, 72
As Enzimas como Catalisadores, 72
Cofatores da Ação das Enzimas, 73
As Vias Enzimáticas, 74
A Regulação da Atividade das Enzimas, 75
O Fator Energético: ATP, 76
Resumo, 77

CAPÍTULO 6 **Respiração,** 78

Glicólise, 79
A Via Aeróbica, 82
Vias Anaeróbicas, 88
Ensaio: Bioluminescência, 88
Resumo, 89

CAPÍTULO 7 **Fotossíntese,** 90

Visão Geral da Fotossíntese, 90
A Natureza da Luz, 92
As Reações Dependentes de Luz, 94
As Reações Independentes de Luz, 99
Ensaio: O Ciclo do Carbono, 104
Resumo, 107
Sugestão para Leituras Adicionais, 108

SEÇÃO 2 *Genética e Evolução,* 110

CAPÍTULO 8 **Genética e Hereditariedade,** 111

Reprodução Sexual em Eucariontes, 111
Estrutura dos Cromossomos Eucarióticos, 112
Meiose, 112
Como as Características São Herdadas?, 115
Mutações, 123
A Determinação do Fenótipo, 124
A Base Molecular da Herança, 124
A Natureza do DNA, 124
Como os Genes Funcionam?, 128
Regulando a Transcrição Gênica, 134
Resumo, 135
Sugestão para Leituras Adicionais, 137

CAPÍTULO 9 **O Processo de Evolução,** 138

O Comportamento dos Genes em Populações: A Lei de Hardy-Weinberg, 139
Respostas à Seleção, 142
A Divergência entre as Populações, 144
O Papel Evolutivo da Hibridização, 147
Ensaio: Radiação Adaptativa nas Compostas Havaianas, 150
A Origem dos Principais Grupos de Organismos, 154
Resumo, 154
Sugestão para Leituras Adicionais, 154

SEÇÃO 3 *Diversidade,* 156

CAPÍTULO 10 **A Classificação dos Seres Vivos,** 157

O Sistema Binomial, 158
Os Maiores Grupos de Organismos, 159
Relação entre os Eucariontes, 162
Classificação Formal dos Organismos, 163
Reprodução Sexuada, 166
Resumo, 167
Sugestão para Leituras Adicionais, 171

CAPÍTULO 11 **Bactérias e Vírus,** 172

Características das Bactérias, 173
Principais Grupos de Bactérias, 176
Ensaio: Cancro Cítrico, 184
Vírus, 184
Resumo, 189
Sugestão para Leituras Adicionais, 190

CAPÍTULO 12 **Fungos,** 192

Biologia dos Fungos, 193
A Evolução dos Fungos, 194
Reprodução nos Fungos, 195
Os Grandes Grupos de Fungos, 195
Ensaio: Fototropismo em *Pilobolus,* 197
Ensaio: De Patógenos a Simbiontes: Fungos Endofíticos, 204
Ensaio: Fungos Predadores, 205
Micorrizas, 221
Resumo, 223
Sugestão para Leituras Adicionais, 224

CAPÍTULO 13 **Protista I: "Fungos" Aquáticos, Organismos Pseudoplasmodiais, Mixomicetos, Quitrídias e Algas Unicelulares,** 226

Ecologia de Protistas Unicelulares, 227
Simbiose e a Origem do Cloroplasto, 227
Características das Divisões, 228
Divisão Oomycota, 228
Ensaio: Controle Hormonal da Sexualidade num "Fungo" Aquático, 229
Divisão Chytridiomycota, 231
Divisão Acrasiomycota, 232
Divisão Myxomycota, 236
Divisão Chrysophyta, 238
Ensaio: Motilidade das Diatomáceas, 241
Os Dinoflagelados: Divisão Pyrrhophyta, 242
Ensaio: Marés Vermelhas, 243
Ensaio: Mitose em Dinoflagelados, 244
Euglenófitas: Divisão Euglenophyta, 245
Resumo, 246
Sugestão para Leituras Adicionais, 246

CAPÍTULO 14 **Protista II: Algas Vermelhas, Pardas e Verdes,** 248

Características das Algas Vermelhas, Pardas e Verdes, 249
Algas Vermelhas: Divisão Rhodophyta, 250
Algas Pardas: Divisão Phaeophyta, 254
Algas Verdes: Divisão Chlorophyta, 256
Ensaio: Algas e Atividades Humanas, 259
Ensaio: Algas Verdes Simbiônticas, 273
Resumo, 273
Sugestão para Leituras Adicionais, 274

CAPÍTULO 15 **Briófitas,** 276

A Natureza das Briófitas, 277
As Hepáticas: Divisão Hepatophyta, 278

Ensaio: Dispersão dos Esporos em Hepáticas, 279
Os Antóceros: Divisão Anthocerophyta, 284
Os Musgos: Divisão Bryophyta, 286
Resumo, 292
Sugestão para Leituras Adicionais, 293

CAPÍTULO 16 **Plantas Vasculares sem Sementes,** 294

A Evolução das Plantas Vasculares, 294
Organização do Corpo das Plantas Vasculares, 296
Sistemas Reprodutivos, 298
As Divisões das Plantas Vasculares sem Sementes, 299
Divisão Rhyniophyta, 300
Divisão Zosterophyllophyta, 302
Divisão Trimerophyta, 302
Divisão Psilotophyta, 302
Divisão Lycophyta, 303
Divisão Sphenophyta, 305
Divisão Pterophyta, 308
Ensaio: Plantas do Carbonífero, 322
Resumo, 327
Sugestão para Leituras Adicionais, 331

CAPÍTULO 17 **Gimnospermas,** 333

Progimnospermas, 334
Gimnospermas Extintas, 336
Gimnospermas Atuais, 336
Resumo, 350
Sugestão para Leituras Adicionais, 353

CAPÍTULO 18 **Introdução às Angiospermas,** 354

A Flor, 356
O Ciclo de Vida das Angiospermas, 360
Ensaio: Febre do Feno, 370
Ensaio: Auto-incompatibilidade Genética, 371
Resumo, 372
Sugestão para Leituras Adicionais, 373

CAPÍTULO 19 **A Evolução das Angiospermas,** 374

Ancestrais das Angiospermas, 374
Origem das Angiospermas, 377
Irradiação Adaptativa das Angiospermas, 378
A Evolução da Flor, 380
Ensaio: Polinização na Família dos Antúrios, 386
A Evolução dos Frutos, 394
Co-evolução Bioquímica, 403
Resumo, 405
Sugestão para Leituras Adicionais, 407

SEÇÃO 4 ***O Corpo da Planta das Angiospermas: Estrutura e Desenvolvimento,*** 408

CAPÍTULO 20 **Desenvolvimento Inicial do Corpo da Planta,** 409

O Embrião Maduro e a Semente, 409
Formação do Embrião, 412
Condições Essenciais para a Germinação da Semente, 415
Do Embrião à Planta Adulta, 415
Ensaio: Reprodução Vegetativa: Alguns Meios e Maneiras, 416
Ensaio: Trigo: Pão e Farelo, 419
Resumo, 419

CAPÍTULO 21 **Células e Tecidos do Corpo Vegetal,** 420

Os Sistemas de Tecidos, 421
Os Tecidos e suas Células Componentes, 421
Resumo, 433

CAPÍTULO 22 **A Raiz: Estrutura e Desenvolvimento,** 436

Sistema Radicular, 436
Origem e Crescimento dos Tecidos Primários, 438
Estrutura Primária, 441
Efeito do Crescimento Secundário no Corpo Primário da Raiz, 449
Origem das Raízes Laterais, 451
Raízes Aéreas e Raízes de Aeração, 452
Adaptações para a Reserva de Alimentos, 452
Resumo, 453

CAPÍTULO 23 **O Sistema Caulinar: Estrutura Primária e Desenvolvimento,** 454

Origem e Crescimento dos Tecidos Primários do Caule, 455
Estrutura Primária do Caule, 457
Relação entre os Tecidos Vasculares do Caule e da Folha, 460
Morfologia da Folha, 460
Estrutura da Folha, 462
Folhas de Gramíneas, 470
Desenvolvimento da Folha, 470
Abscisão Foliar, 473
Ensaio: Dimorfismo Foliar em Plantas Aquáticas, 472
Transição entre os Sistemas Vasculares da Raiz e do Eixo Caulinar, 474
Desenvolvimento da Flor, 474
Ensaio: Plantas, Poluição do Ar e Chuva Ácida, 476
Modificações do Caule e da Folha, 478
Ensaio: Evolução Convergente, 479
Resumo, 482

CAPÍTULO 24 **Crescimento Secundário em Caules,** 484

O Câmbio Vascular, 485
Efeito do Crescimento Secundário no Corpo Primário do Caule, 487
A Madeira: Xilema Secundário, 496

Resumo, 504
Sugestão para Leituras Adicionais, 506

SEÇÃO 5 ***Fisiologia das Plantas com Sementes,*** 508

CAPÍTULO 25 **Regulação do Crescimento e do Desenvolvimento: Os Hormônios Vegetais,** 509

Auxina, 511
Citocininas, 515
Etileno, 516
Ácido Abscísico, 518
Giberelinas, 518
As Bases Moleculares da Ação Hormonal, 519
Biotecnologia de Plantas, 524
Ensaio: *Arabidopsis thaliana*: Uma Erva Promissora, 528
Resumo, 532

CAPÍTULO 26 **Fatores Externos e o Crescimento dos Vegetais,** 534

Tropismo, 534
Ritmos Circadianos, 536
Fotoperiodismo, 538
Bases Químicas do Fotoperiodismo, 541
Controle Hormonal da Floração, 543
Dormência, 545
O Frio e as Respostas de Floração, 547
Movimentos Násticos, 547
Efeitos Generalizados dos Estímulos Mecânicos sobre o Crescimento e Desenvolvimento Vegetais: Tigmomorfogênese, 548
Rastreamento Solar, 549
Resumo, 550
Sugestão para Leituras Adicionais, 551

CAPÍTULO 27 **Nutrição Vegetal e Solos,** 552

Necessidades Gerais de Nutrientes, 552
Funções dos Nutrientes Inorgânicos nas Plantas, 554
O Solo, 556
Ensaio: O Ciclo da Água, 559
Ciclos de Nutrientes, 560
Nitrogênio e o Ciclo do Nitrogênio, 560
Ensaio: Halófitas: Um Recurso Futuro?, 566
O Ciclo do Fósforo, 569
Impacto do Homem nos Ciclos de Nutrientes, 570
Solos e Agricultura, 570
Pesquisa em Nutrição Vegetal, 570
Ensaio: Compostagem, 571
Resumo, 572

CAPÍTULO 28 **O Movimento da Água e Solutos nas Plantas,** 574

Movimento da Água e Nutrientes Inorgânicos através da Planta, 574
Translocação: O Movimento de Substâncias através do Floema, 585
Ensaio: Marcadores Radioativos e Auto-radiografia na Pesquisa Vegetal, 588
Resumo, 589
Sugestão para Leituras Adicionais, 590

SEÇÃO 6 ***Ecologia e o Desenvolvimento Humano,*** 592

CAPÍTULO 29 **A Dinâmica de Comunidades e Ecossistemas,** 593

Interações entre Organismos, 594
Ensaio: Os Pesticidas e os Ecossistemas, 599
Ciclagem de Nutrientes, 599
Níveis Tróficos, 600
Desenvolvimento de Comunidades e Ecossistemas, 603
Ensaio: A Grande Queimada de Yellowstone, 606
Resumo, 610

CAPÍTULO 30 **Os Biomas,** 612

A Vida sobre a Terra, 612
Florestas Pluviais, 613
Ensaio: Alexander von Humboldt, 616
Savanas e Florestas Tropicais Decíduas, 618
Desertos, 622
Ensaio: Como Funciona um Cacto?, 624
Campos, 624
Florestas Temperadas Decíduas, 625
Ensaio: Competindo por Luz, 626
Florestas Temperadas Mistas e de Coníferas, 627
Escrube Mediterrâneo, 631
Taiga, 632
Ensaio: Empregos *versus* Corujas, 633
Tundra Ártica, 635
Resumo, 636

CAPÍTULO 31 **As Plantas e os Povos,** 638

A Revolução Agrícola, 639
Ensaio: A Origem do Milho, 643

O Crescimento da População Humana, 649
A Agricultura no Futuro, 651
Resumo, 658
Sugestão para Leituras Adicionais, 659

APÊNDICE A: **Fundamentos de Química,** 662

Átomos, 662
Ligações e Moléculas, 665
A Água e a Ponte de Hidrogênio, 668
A Água como Solvente, 668
Ácidos e Bases, 669
Reações Químicas, 670

APÊNDICE B: **Tabela Métrica e Escalas de Conversão de Temperatura,** 674

APÊNDICE C: **Classificação dos Organismos,** 676

APÊNDICE D: **Eras Geológicas,** 683

GLOSSÁRIO, 685

CRÉDITOS DAS ILUSTRAÇÕES, 707

ÍNDICE ALFABÉTICO, 711

A vida na Terra depende de as plantas serem capazes de capturar a energia do sol. Esta reação requer um pigmento verde, a clorofila, que está presente por exemplo nas folhas desta rosa silvestre.

CAPÍTULO 1

Introdução à Botânica

"O que garante a existência da vida é... uma pequena corrente mantida pela luz solar." O prêmio Nobel Albert Szent-Györgyi, com esta frase simples, resumiu uma das grandes maravilhas da evolução — o processo fotossintético, o qual é necessário para a vida neste planeta. Quando uma partícula de luz excita uma molécula de clorofila, um de seus elétrons absorve esta energia e é lançado para um nível energético mais elevado. Este elétron excitado é então transferido para uma molécula aceptora, iniciando um fluxo de elétrons que, em uma fração de segundo, converte a energia momentaneamente ganha pelo elétron em energia química, quando este elétron retorna ao seu estado fundamental. Este processo é conhecido como fotossíntese. Com algumas poucas exceções, toda a vida neste planeta é dependente desta energia momentaneamente ganha por tais elétrons.

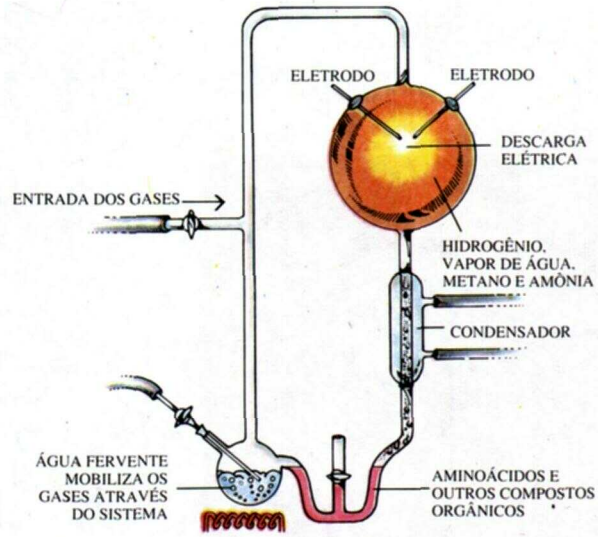
Apenas poucos tipos de organismos — plantas, algas e algumas bactérias — possuem clorofila, que pode, quando embebida nas membranas da célula viva, fazer fotossíntese. Uma vez que a luz é convertida na forma química, ela se torna disponível como fonte de energia a todos os seres humanos. Nós somos totalmente dependentes da fotossíntese, um processo para o qual as plantas são especialmente adaptadas.

A Evolução das Plantas

Como todos os outros organismos, as plantas têm uma longa história evolutiva. O próprio planeta Terra — um aglomerado de pó e gases girando em torno da órbita de uma estrela que é o nosso sol — tem 4,5 bilhões de anos. Os fósseis mais antigos que conhecemos datam de 3,5 bilhões de anos e consistem em diversos tipos de pequenas células, relativamente simples (Fig. 1.1). Estes fósseis foram encontrados em algumas das mais velhas rochas na Terra.

À medida que os acontecimentos vão sendo reconstituídos, conclui-se que estas primeiras células eram formadas por uma série de eventos aleatórios. Imagine a Terra envolta por gases que eram expelidos por um número incontável de vulcões. Esta atmosfera primitiva parece ter sido composta basicamente por gases de nitrogênio, misturados com grande quantidade de dióxido de carbono e vapor dágua. Estas três moléculas contêm os elemen-

1.1
Aqui estão os fósseis mais antigos conhecidos — bactérias em forma de corrente nas rochas antigas da Austrália, datadas de 3,5 bilhões de anos. Elas são aproximadamente 1 bilhão de anos mais novas que a Terra propriamente dita; de qualquer modo, existem poucas rochas mais antigas que sejam adequadas para se buscar evidências anteriores de vida na Terra. Organismos mais complexos — aqueles com organização celular eucariótica — não aparecem até aproximadamente 1,5 bilhão de anos atrás. Durante pelo menos 2 bilhões de anos, entretanto, as bactérias foram as únicas formas de vida na Terra. Estas células foram aumentadas 260 vezes.



1.2
Stanley Miller, quando ainda era aluno de pós-graduação na Universidade de Chicago nos anos 50, usou uma aparelhagem como a ilustrada aqui para simular as condições que ele acreditava terem existido na Terra primitiva. Hidrogênio, metano e amônia foram circulados continuamente em um pequeno "oceano", o qual era aquecido, e numa "atmosfera" superior, na qual descargas elétricas eram transmitidas. Ao final de 24 horas, aproximadamente metade do carbono presente inicialmente no gás metano tinha sido convertido em aminoácidos e outras moléculas orgânicas.

tos químicos carbono, oxigênio, hidrogênio e nitrogênio, os quais compõem aproximadamente 98% da matéria encontrada nos organismos vivos de hoje.

Através da fina atmosfera, os raios de sol iluminavam a áspera e nua superfície da jovem Terra, bombardeando-a com luz, calor e radiação ultravioleta. Moléculas de gases como o sulfeto de hidrogênio, amônia e metano também parecem ter estado presentes na atmosfera primitiva. Ao contrário, o gás oxigênio, que agora perfaz aproximadamente 21% da nossa atmosfera, não foi formado até que os organismos vivos aparecessem e iniciassem a fotossíntese. Então as primeiras etapas da evolução da vida ocorreram em uma atmosfera **anaeróbica** (sem oxigênio).

À medida que a crosta da Terra foi resfriando e estabilizando-se, tempestades violentas ocorreram, acompanhadas de raios e descargas de energia elétrica. Substâncias radioativas na Terra emitiam grandes quantidades de energia, e pedras derretidas e água fervente saíam do interior da superfície da Terra. A energia nesta vasta fornalha quebrava os gases da atmosfera e reorganizava-os em moléculas maiores e mais complexas. A luz ultravioleta banhava a superfície da Terra, quebrando ainda estas moléculas e gases e causando a formação de outras moléculas novas.

As teorias atuais propõem que os compostos formados na atmosfera primitiva tenderiam a ser precipitados desta pelas fortes chuvas, sendo coletados nos oceanos, que cresciam à medida que a Terra se resfriava. Usando os mesmos gases que teoricamente existiam naquela época, os pesquisadores fizeram experimentos nos quais eles simulavam as condições imaginadas naquele momento primitivo da Terra (Fig. 1.2). Sob estas condições experimentais, formaram-se complexas moléculas orgânicas, semelhantes àquelas que são essenciais para a formação de toda a vida. Na Terra primitiva, os oceanos, e provavelmente pequenas piscinas próximas aos vulcões, se tornaram cada vez mais ricos na mistura de tais moléculas orgânicas.

Verifica-se que algumas moléculas orgânicas têm a tendência de se agregarem em grupos. Nos oceanos primitivos estes grupos provavelmente tinham a forma de gotículas, semelhantes às gotas formadas pelo óleo na água. Tais gotículas formadas por moléculas orgânicas aparentemente foram os primórdios das células primitivas, as primeiras formas de vida.

Segundo teorias recentes, estas moléculas orgânicas também serviram como fonte de energia para estas formas primitivas de vida. A célula primitiva ou estruturas semelhantes à célula eram capazes de utilizar estes compostos abundantes para satisfazer suas necessidades energéticas. À medida que elas evoluíram e se tornaram mais complexas, estas células eram cada vez mais capazes de controlar seu próprio destino. Com este aumento de complexidade, elas adquiriram capacidade de crescer, de se reproduzir e de passar suas características para as gerações subseqüentes.

Células que satisfazem suas necessidades energéticas ao consumirem compostos orgânicos produzidos por fontes externas são denominadas **heterotróficas** (do grego *heteros*, outros, e *trophos*, que come). Um organismo heterotrófico é aquele que depende de uma fonte externa de moléculas orgânicas para obtenção de sua energia. Atualmente, esta categoria de organismos inclui todos os organismos vivos classificados como fungos ou animais (Fig. 1.3a) e diversos organismos unicelulares — a maioria das bactérias e alguns protistas.

À medida que os organismos heterotróficos aumentavam em número, eles consumiam as moléculas complexas das quais dependia sua existência — e que levaram milhões de anos para se acumular. Moléculas orgânicas em solução (fora de uma célula) se tornaram cada vez mais escassas, e a competição começou. Sob esta pressão, as células que podiam fazer uso eficiente

das limitadas fontes de energia disponíveis no momento eram mais aptas a sobreviver que células que não podiam. Ao longo do tempo, pelo processo longo e lento da eliminação dos menos adaptados, apareceram as células que eram capazes de fazer suas próprias moléculas ricas em energia a partir de substâncias inorgânicas simples. Estes organismos são chamados de autotróficos, "**geram seu próprio alimento**". Sem o aparecimento destes organismos autotróficos primitivos, a vida na Terra logo chegaria ao seu fim.

Os mais bem-sucedidos organismos autotróficos foram aqueles que desenvolveram um sistema capaz de usar diretamente a luz solar — isto é, o processo da fotossíntese (Fig. 1.3b). Os organismos fotossintetizantes mais antigos, apesar de simples se comparados com as plantas, eram muito mais complexos que os organismos heterotróficos primitivos. Para que fosse possível capturar e utilizar a energia solar, era necessária a existência de um sistema complexo de pigmentos que pudesse absorver e fixar a energia da luz e, ligado também a este sistema, um processo para converter a energia em moléculas orgânicas.

Evidências da atividade de organismos fotossintetizantes foram encontradas em rochas de 3,4 bilhões de anos, aproximadamente 100 milhões de anos após o primeiro registro fóssil na Terra. Entretanto, podemos ter certeza de que tanto a vida quanto organismos fotossintetizantes desenvolveram-se muito antes do que estas evidências sugerem. Além do mais, parece não haver dúvida de que os organismos heterotróficos surgiram antes que os autotróficos. Com a chegada dos autotróficos, o fluxo de energia na biosfera (isto é, o mundo vivo e seu ambiente) assumiu sua forma moderna: a energia radiante é canalizada através dos organismos fotossintetizantes para todas as outras formas de vida.

FOTOSSÍNTESE E O APARECIMENTO DO OXIGÊNIO ATMOSFÉRICO

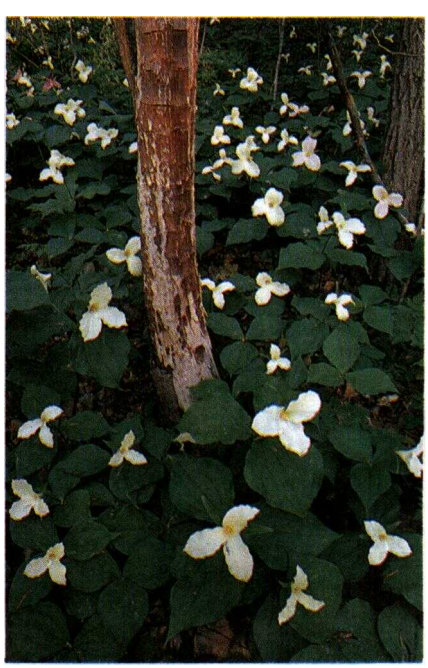
O aumento do número de organismos fotossintetizantes gerou uma mudança na face do planeta. Esta revolução biológica ocorreu porque uma das mais eficientes estratégias da fotossíntese envolve a quebra da molécula de água (H_2O) e conseqüente liberação de seu oxigênio, sendo utilizada por quase todos os organismos autotróficos existentes. Por isso, como resultado da fotossíntese, a quantidade de gás oxigênio (O_2) na atmosfera aumentou. Este aumento do nível do oxigênio teve duas conseqüências importantes.

Primeiro, algumas das moléculas na camada externa da atmosfera eram convertidas à molécula de ozônio (O_3). Quando há quantidade suficiente de moléculas de ozônio na atmosfera, este filtra os raios ultravioleta da luz solar que atinge a Terra; estes raios são altamente destrutivos aos organismos vivos. Por aproximadamente 450 milhões de anos, os organismos, protegidos pela camada de ozônio, puderam sobreviver nas camadas superficiais da água e sobre a Terra.

Segundo, o aumento do oxigênio livre abriu o caminho para uma utilização bem mais eficiente da energia livre da molécula que contém carbono formado pela fotossíntese — isto permitiu que os organismos quebrassem estas moléculas por respiração. Como discutido no Cap. 6, a respiração libera muito mais energia do que a que pode ser obtida por qualquer processo anaeróbico.

Antes que a atmosfera acumulasse oxigênio e se tornasse **aeróbica**, as únicas células que existiam eram **procarióticas** — células simples que não apresentavam um envelope nuclear e que não tinham seu material genético organizado em cromossomos complexos. Outro nome para procariontes é "bactéria", e todos os tipos de organismos que existiam na Terra antes de aproximadamente 1,5 bilhão de anos eram bactérias, algumas heterotróficas e outras autotróficas. De acordo com os registros fósseis, o aumento relativo da concentração do oxigênio livre foi acompanhado pelo aparecimento das células eucarióticas — estas células têm envelope nuclear, cromossomos complexos e organelas envolvidas por membranas. Organismos **eucariontes,** nos quais as células individuais são geralmente maiores que aquelas das bactérias, apareceram em torno de 1,5 bilhão de anos atrás e já estavam bem estabelecidos e diversificados por volta de 1 bi-

(a)



(b)

1.3
Um organismo heterotrófico contemporâneo e um autotrófico fotossintetizante. (a) *O fungo* Amanita muscaria, *um cogumelo venenoso comumente conhecido como* fly agaric, *crescendo no solo de uma floresta no Estado de Nova Iorque. O* Amanita, *o qual, como outros fungos, absorve seu alimento (geralmente de outros organismos), é heterotrófico.* (b) *Uma grande florada de* Trillium grandiflorum, *uma das primeiras plantas a florescer na primavera nos bosques decíduos do leste e meio-oeste da América do Norte. Como a maioria das plantas vasculares, estas plantas são enraizadas no solo; a fotossíntese ocorre principalmente nas folhas deste organismo autotrófico. As flores são formadas em condições de boa iluminação antes que as folhas das árvores nos arredores apareçam. As porções subterrâneas (rizomas) da planta vivem por vários anos e se espalham para produzir novas plantas vegetativamente sob a espessa camada de folhas mortas e outro material orgânico no chão da floresta. Os* Trillium *também se reproduzem através de sementes, as quais são dispersadas por formigas (ver Fig. 19.48).*

lhão de anos atrás. Todos os sistemas vivos, com a exceção das bactérias, são compostos por uma ou mais células eucarióticas.

O MAR E A COSTA

Cedo na história da evolução, os principais organismos fotossintéticos eram as células microscópicas que flutuavam sob a superfície das águas iluminadas pelo sol. Havia abundância de energia, assim como havia carbono, hidrogênio e oxigênio; no entanto, à medida que as colônias celulares se multiplicavam, elas rapidamente usavam as reservas minerais dos oceanos abertos. (É a escassez de minerais essenciais o fator limitante em qualquer plano moderno de colheita nos mares.) Como conseqüência, a vida começou a se desenvolver principalmente próximo à costa, onde as águas eram ricas em nitratos e minerais trazidos das montanhas pelos rios e córregos e retirados das praias pelo ininterrupto movimento das ondas.

O litoral rochoso apresentava um ambiente muito mais complicado que o mar aberto, e, em resposta a essas pressões evolutivas, os organismos vivos se tornaram cada vez mais complexos em estrutura e mais diversificados. Há apenas 650 milhões de anos, apareceram organismos que possuíam várias células ligadas umas às outras de modo a formar um corpo integrado e multicelular (Fig. 1.4). Nestes organismos primitivos podemos visualizar os primeiros estágios da evolução das plantas, fungos e animais. Fósseis de organismos multicelulares são mais facilmente detectados que aqueles de organismos mais simples; daí a história da vida ser melhor documentada a partir do momento em que estes organismos apareceram.

Em uma praia turbulenta, organismos multicelulares fotossintetizantes estavam mais aptos a manter sua posição contra a ação das ondas, daí novas formas se desenvolveram. Tipicamente, estas novas formas tinham paredes celulares relativamente fortes para sustentação e estruturas especializadas para ancorar seus corpos às superfícies rochosas (Fig. 1.5). À medida que estes

1.4
Um fóssil do período Siluriano tardio, a Cooksonia *é uma das plantas conhecidas mais antigas e simples (414-408 milhões de anos atrás). A* Cooksonia *era constituída de um pouco mais de um eixo ramificado com esporângios terminais, ou estruturas produtoras de esporos. A pequena linha reta na base desta eletromicrografia e aquelas que seguem fornecem uma referência do tamanho; um milímetro, cuja abreviatura é mm, corresponde a 1/10 do centímetro. O mesmo sistema é usado para indicar as distâncias em um mapa de rodovias.*

1.5
Organismos multicelulares fotossintetizantes se fixam nas encostas rochosas cedo no curso de sua evolução. Estas algas marinhas, vistas à maré baixa sobre as rochas na Praia Botânica na Ilha Vancouver, Colúmbia Britânica, são algas pardas (Phaeophyta)*, um grupo no qual a característica multicelular apareceu de modo independente de outros grupos.*

organismos aumentaram em tamanho, eles se depararam com o problema de como suprir de alimentos a região pouco iluminada das porções mais internas de seus corpos, onde a fotossíntese não estava ocorrendo. Como resultado destas novas pressões, tecidos especializados na condução de alimentos apareceram, os quais se estendiam até o centro de seus corpos ligando a região superior fotossintetizante com as estruturas inferiores não-fotossintetizantes.

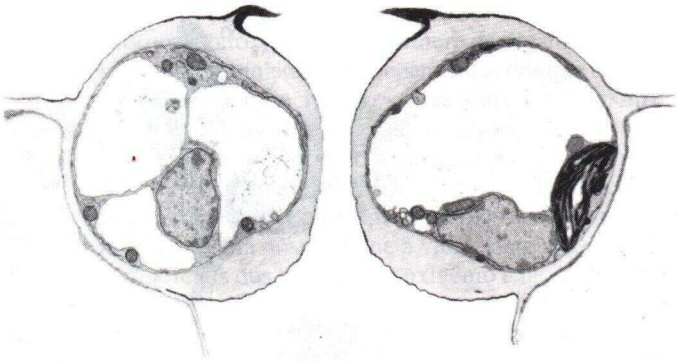
A TRANSIÇÃO PARA A TERRA

O corpo das plantas atuais pode ser melhor compreendido em termos de sua longa história e, em particular, em termos das pressões evolutivas envolvidas na transição para a terra. Os pré-requisitos necessários a um organismo fotossintetizante são bastante simples: luz, água, dióxido de carbono para a fotossíntese, oxigênio para a respiração e alguns minerais. Na terra, a luz é abundante, assim como o oxigênio e o dióxido de carbono — ambos circulam mais livremente no ar que na água — e o solo é geralmente rico em minerais. O fator crucial, então, na transição para a terra é a água.

Os animais terrestres, de um modo geral, são móveis e capazes de procurar água do mesmo modo que buscam seu alimento. Os fungos, apesar de imóveis, permanecem geralmente sob a superfície da terra ou qualquer matéria orgânica úmida da qual se alimentam. As plantas se utilizam de uma estratégia alternativa. As **raízes** fixam a planta no solo e coletam a água necessária para a manutenção do corpo vegetal e para a fotossíntese, enquanto o **caule** garante o suporte dos principais órgãos fotossintetizantes, as **folhas.** Uma corrente contínua de água se move em direção ao topo da planta através das raízes e caule, e depois para fora dela pelas folhas. A camada mais externa de células (a epiderme) de todas as estruturas de uma planta acima do solo que estão envolvidas com a fotossíntese é recoberta com uma camada de cera, a **cutícula,** que diminui a perda de água. Entretanto, a cutícula também previne a troca de gases necessária entre a planta e o ambiente circundante. A solução para este dilema é encontrada em pares de células epidérmicas especializadas (as células guarda), que regulam pequenas aberturas entre elas, chamadas de **poros estomáticos.** Os estômatos se abrem e se fecham em resposta a sinais ambientais ou fisiológicos, e desse modo ajudam as plantas a manter o balanço entre a perda de água e suas necessidades de oxigênio e gás carbônico (Fig. 1.6).

Em plantas jovens e naquelas com ciclo de vida de um ano (anual), o caule também é um órgão fotossintetizante. Nas plantas com ciclo de vida mais longo (perenes), o caule pode tornar-se espesso e lenhoso e recoberto por uma casca, a qual, como na epiderme coberta de cutícula, retarda a perda de água. Tanto em plantas anuais quanto em perenes, o caule serve para conduzir, através do **sistema vascular** (sistema condutor), uma variedade de substâncias entre as regiões fotossintetizantes e não-fotossintetizantes de um vegetal. O sistema vascular apresenta basicamente dois componentes: o **xilema,** através do qual a água ascende pelo corpo da planta, e o **floema,** sistema pelo qual o alimento fabricado nas folhas ou outras regiões fotossintetizantes é transportado pelo vegetal. É esse sistema eficiente de transporte que deu nome ao maior grupo de plantas — as plantas vasculares.

As plantas, ao contrário dos animais, continuam a crescer ao longo de toda sua vida. Todo crescimento vegetal é originário dos **meristemas** — regiões com localização específica formada por tecidos constantemente embriogênicos. Os meristemas localizados nos ápices das raízes e do eixo caulinar — **meristemas apicais** — estão associados ao crescimento longitudinal do corpo vegetal. Deste modo, as raízes estão sempre alcançando novas fontes de água e minerais, e as regiões fotossintetizantes estão continuamente crescendo em direção à luz. O tipo de crescimento gerado pelo meristema apical é denominado de **crescimento primário.** O **crescimento secundário,** que resulta no espessamento dos caules, ramos e raízes, é originado a partir de dois meristemas laterais — o **câmbio vascular** e o **câmbio da casca.**



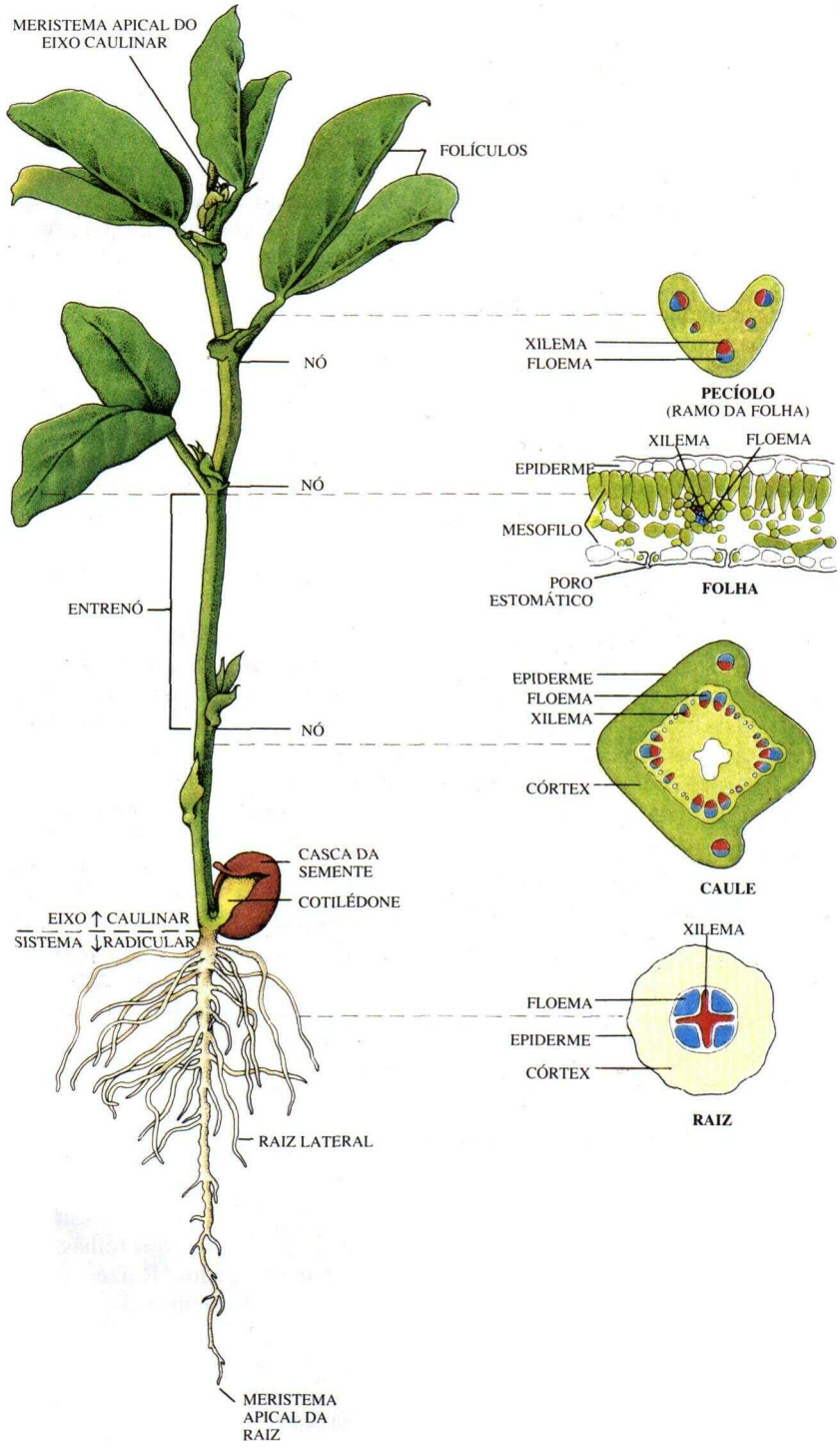
1.6
Secção transversal de um estômato maduro em uma folha de beterraba (Beta vulgaris). *O poro estomático, ou pequenas aberturas, na parte aérea de uma planta é regulado pelas células guarda, que margeiam o poro. Cada poro estomático é delimitado por duas células guarda.*

As plantas também tiveram que vencer desafios para se reproduzir em terra. Os primeiros desafios a serem vencidos foram o aparecimento de esporos resistentes à seca, mais tarde a evolução de estruturas multicelulares complexas nas quais os gametas, ou células reprodutoras, eram mantidas. Nas **plantas com sementes,** o que inclui quase todas as plantas familiares com ex-ceção das samambaias, musgos e hepáticas, a jovem planta, ou o embrião, está protegida por tecidos especializados de origem parental. Neste local o embrião está protegido tanto do dessecamento quanto de predadores.

Resumindo, uma planta vascular (Fig. 1.7) é caracterizada por um sistema radicular que serve à fixação do vegetal no solo e para coletar a água e íons inorgânicos do solo; um caule ou tronco que eleva as partes fotossintetizantes do corpo da planta para sua fonte energética, o sol; e as folhas, órgãos fotossintetizantes altamente especializados. Raízes, caules e folhas estão interconectados por um sistema vascular complexo e eficiente que transporta alimento e água. As células reprodutoras das plantas estão inclusas em estruturas multicelulares, e em plantas com sementes os embriões estão protegidos por invólucros resistentes. Todas essas características são adaptações à existência fotossintética na terra.

A Evolução das Comunidades

A invasão da terra pelas plantas alterou a face dos continentes. Ao olhar da janela de um avião para as grandes extensões dos desertos ou para uma de suas cadeias montanhosas, seria possível imaginar como o mundo era antes do aparecimento das plantas. No entanto, mesmo nestas regiões, aquele que viajar por terra encontrará uma enorme variedade de plantas distribuídas nestas vastas extensões de rochas e areia. Naquelas regiões do mundo onde o clima é mais temperado e as chuvas são mais freqüen-



1.7
Esquema de uma jovem planta de feijão (Vicia faba)*, apresentando os principais órgãos e tecidos da estrutura de uma planta vascular atual. Os órgãos — raiz, caule e folha — são compostos de tecidos, que são grupos de células com estruturas e funções diferentes. Coletivamente as raízes formam o sistema radicular, e os caules e folhas juntas formam o eixo caulinar de uma planta. Na grande maioria das plantas vasculares, o eixo caulinar está acima da superfície do solo e o sistema radicular abaixo. Ao contrário das raízes, os caules são divididos em nós e entrenós. O nó é a parte do caule onde uma ou mais folhas estão fixas, e o entrenó é a parte do caule entre dois nós sucessivos. (No caso do feijão, as primeiras folhas são divididas em dois folíolos cada.) As gemas (eixos caulinares embriogênicos) geralmente se desenvolvem a partir das axilas (no ângulo superior entre a folha e o caule) das folhas. As raízes laterais ou secundárias se desenvolvem a partir do tecido interno das raízes. Os tecidos vasculares — xilema e floema — ocorrem associados e formam juntos um sistema vascular contínuo dentro de toda a planta. (É a região do mesófilo nas folhas que é responsável pela fotossíntese.)*

tes, as comunidades vegetais dominam a terra e determinam suas características. De fato, até certo ponto, elas *são* a terra. A floresta tropical, savana, bosque, deserto, tundra — cada uma destas palavras traz à mente uma imagem da paisagem (ver a Fig. 1.8). A principal característica de cada paisagem são suas plantas, por exemplo nossa floresta tropical imaginária nos envolvendo como uma catedral verde, uma várzea onde o solo está coberto com flores selvagens, ou se movendo em uma campina com ondas douradas tão longe quanto os olhos podem ver. Somente após termos visualizado estes **biomas** quanto a árvores, arbustos e gramíneas, podemos então atribuir outras características, como antílopes, coelhos ou lobos. Os biomas são comunidades naturais de grandes extensões, caracterizados por grupos distintos de plantas e animais definidos climaticamente.

De que modo apareceram estas vastas comunidades de plantas, como por exemplo aquelas vistas em escala continental? Até certo ponto podemos traçar a evolução dos diferentes tipos de plantas e animais que habitam estas comunidades. Mesmo com o acúmulo de conhecimento, nós apenas começamos a visualizar o bem mais complexo padrão de desenvolvimento, como aquele através do tempo, de todo o sistema de organismos que forma estas diversas comunidades.

Tais comunidades, juntamente com o ambiente não-vivo, fazem parte de um todo caracterizando um sistema ecológico ou **ecossistema.** Os ecossistemas serão discutidos mais adiante em maiores detalhes. No momento, é suficiente considerar um ecossistema como um tipo de entidade cooperativa constituída de indivíduos transitórios. Alguns destes indivíduos, como por exemplo as grandes árvores, podem viver até milhares de anos; outros, os microrganismos, vivem apenas algumas horas ou mesmo minutos. Ainda assim, o ecossistema como um todo tende a ser bastante estável (embora não estático); uma vez em equilíbrio, ele não muda durante séculos. Nossos netos irão algum dia andar nos bosques por onde nossos bisavós um dia passaram, e onde eles viram um pinheiro, uma moita de amoras, um camundongo selvagem, mirtilos silvestres, ou um *towhee*, estas crianças, se este bosque ainda existir, verão basicamente os mesmos tipos de plantas e animais e em mesmo número.

Um ecossistema funciona como uma unidade integrada, apesar de muitos organismos do sistema competirem pelas fontes de alimento. Praticamente, todo ser vivo, mesmo a menor célula bacteriana ou esporo de fungo, serve como fonte de alimento para algum outro organismo. Desse modo, a energia capturada pelas plantas verdes é transferida de uma forma controlada a diversos organismos antes que seja dissipada. Além do mais, as interações entre os próprios organismos, e entre estes e o ambiente não-vivo, produzem um ciclo ordenado de elementos como do nitrogênio e fósforo. A energia deve ser fornecida constantemente ao ecossistema, mas os elementos têm seu ciclo dentro dos organismos, retornam ao solo, são decompostos por bactérias do solo e fungos, para serem novamente reciclados. Estas transferências de energia e reciclagem de elementos envolvem uma complexa série de eventos, onde nesta seqüência cada grupo de organismo tem um papel definido. Como conseqüência, é impossível mudar um único elemento em um ecossistema sem o risco de destruir o equilíbrio do qual depende a estabilidade do sistema.

Na base de produção de energia em praticamente todos os ecossistemas estão as plantas e algas, e as bactérias fotossintetizantes, que são as únicas com a capacidade de capturar a energia do sol e produzir moléculas orgânicas de que eles e todos os demais organismos necessitam para a vida. Existem aproximadamente meio milhão de organismos capazes de fazer fotossíntese, e em torno de oito a 10 vezes o número de organismos heterotróficos, que são completamente dependentes dos que fotossintetizam. Para os animais, inclusive os seres humanos, existem diversos tipos de moléculas — incluindo os aminoácidos essenciais, vitaminas e minerais — que só podem ser obtidos através das plantas ou outros organismos fotossintetizantes. Além do mais, o oxigênio que é liberado para a atmosfera por esses organismos fotossintetizantes torna possível que a vida exista na terra e nas camadas superficiais dos oceanos. O oxigênio é necessário para as atividades metabólicas produtoras de energia para a grande maioria dos organismos, incluindo os que fazem fotossíntese.

O Aparecimento dos Seres Humanos

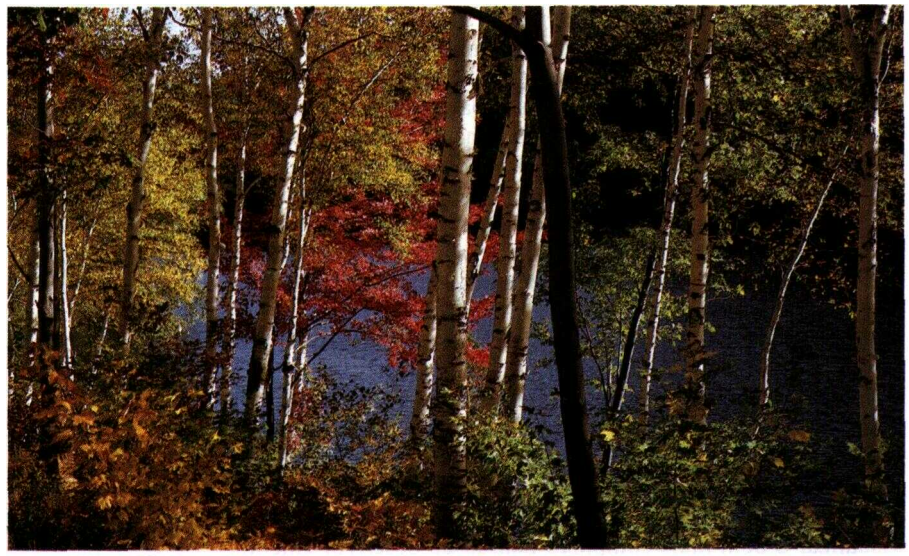
Os seres humanos são relativamente recentes no mundo dos seres vivos (Fig. 1.9). Se a história inteira da Terra fosse representada em uma escala de 24 horas começando à meia-noite, as células apareceriam nos mares quentes antes do amanhecer. Os primeiros organismos multicelulares estariam presentes apenas bem depois do anoitecer, e os primeiros indícios dos homens (aproximadamente 2 milhões de anos atrás) seriam próximos de meio minuto antes de o dia acabar. Contudo, os seres humanos, mais do que qualquer outro animal — e quase tanto quanto as plantas que invadiram a terra —, mudaram a face da superfície do planeta, moldando a biosfera de acordo com suas necessidades, ambições ou loucuras.

O início, há pelo menos 11.000 anos, do desenvolvimento da agricultura rapidamente tornou possível a manutenção de grandes populações de seres humanos em vilas e cidades. Este desenvolvimento (revisado no Cap. 31) permitiu a especialização e diversificação da cultura humana. Uma das características desta cultura é que esta estuda a si própria e a natureza dos outros organismos vivos, incluindo as plantas. Talvez o estudo da biologia tenha se desenvolvido nas comunidades humanas devido à domesticação das plantas. A área da biologia que estuda as plantas e por tradição as bactérias, fungos e algas é chamada de **botânica**, ou **biologia vegetal.**

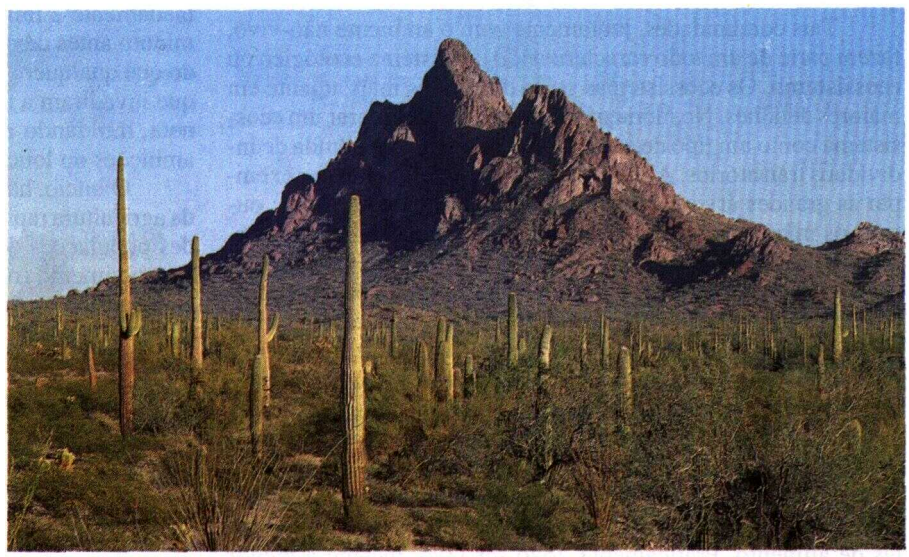
A BIOLOGIA VEGETAL

O estudo das plantas vem se desenvolvendo há milhares de anos, e como todas as áreas da ciência, tornou-se diversificado e especializado no decorrer dos últimos três séculos. Há pouco mais de um século, a botânica era um ramo da medicina, estudada basicamente por médicos como um passatempo ou uma especialização. Hoje, entretanto, é uma área do conhecimento importante e que apresenta diversas subdivisões: a **fisiologia vegetal** é o estudo de como as plantas funcionam, isto é, de que modo capturam e transformam a energia e como elas crescem e se desenvolvem; a **morfologia vegetal** estuda a forma das plantas; a **anatomia vegetal** estuda a sua estrutura interna; a **classificação das plantas,** também chamada de taxonomia ou sistemática, atribui nomes e classifica as plantas; a **citologia** é o estudo da estrutura das células, função e história de vida; a **genética** estuda a hereditariedade e variabilidade; a **biologia molecular** estuda a estrutura e função das macromoléculas biológicas; a **ecologia** é o estudo das relações entre organismos e seu ambiente; e a **paleobotânica**, que estuda a biologia e a evolução das plantas fósseis.

Antigamente, todos os organismos eram considerados ou plantas ou animais, e os organismos microscópicos eram designados ao reino vegetal ou ao reino animal na medida em que eram



(a)



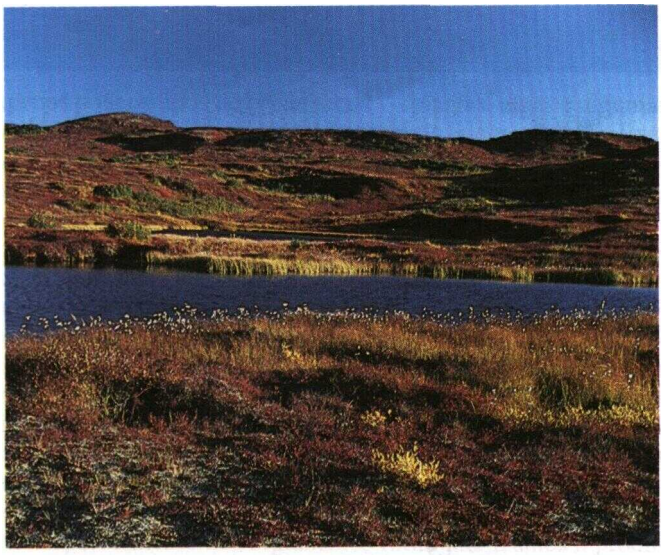
(d)

1.8
Alguns exemplos da enorme diversidade nas comunidades biológicas sobre a Terra. (a) *As florestas decíduas de zona temperada, que recobrem a maior parte do leste dos Estados Unidos e o sudeste do Canadá, são dominadas por árvores que perdem suas folhas durante os invernos frios. Aqui podemos ver bétulas papiríferas e um* red maple *fotografados no início do outono nas Montanhas de Adirondack no Estado de Nova Iorque.* (b) *A tundra Ártica é um bioma sem árvores caracterizado por um curto período de crescimento. Nesta fotografia podemos observar um lago de tundra no final do verão no Parque Nacional Denali no Alasca.* (c) *Em uma escala mundial os climas mediterrânicos são raros. Invernos úmidos e frios, durante os quais as plantas continuam a crescer, são seguidos de verões quentes e secos nos quais as plantas se tornam dormentes. Vemos aqui uma fotografia de um* pine oak chapparal *na Montanha do Diabo na Califórnia.* (d) *Em geral, nos desertos ocorre menos que 25 cm de chuva por ano. No Deserto de Sonoran, no Arizona, a vegetação dominante é o cacto gigante saguaro. Os cactos saguaro estão adaptados para a vida em um clima seco, têm suas raízes superficiais bem espalhadas e um caule espesso para armazenar água.* (e) *Na África, como fotografado na Tanzânia, as savanas são habitadas por grandes manadas de mamíferos que pastam, como por exemplo estas gazelas Thom-son's. As árvores são acácias, uma das quais pode ser vista juntamente com uma girafa.* (f) *A floresta tropical, aqui um exemplo na Costa Rica, é o mais rico e diversificado bioma no mundo, com pelo menos dois terços de todas as espécies de organismos encontrados na Terra.*

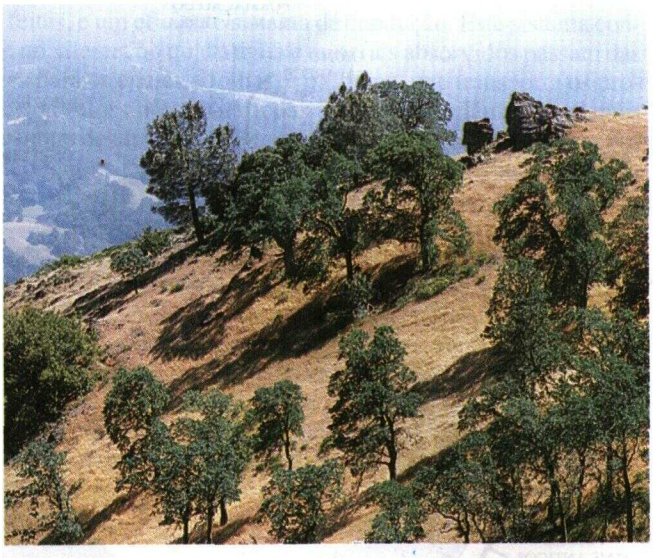
descobertos. Os fungos foram considerados como plantas, provavelmente porque a maioria não se move e porque seu crescimento lembra mais vagamente a uma planta do que os animais. As diferenças entre bactérias e outros organismos vivos são muito mais importantes que aquelas que separam outros grupos de organismos, como será discutido no próximo capítulo e em maiores detalhes no Cap. 11. (Os vírus, também apresentados no Cap. 11, não são realmente seres vivos, no entanto são pedaços do material genético de outros organismos; os vírus se replicam ao direcionarem os processos metabólicos das células.)

Dentre os eucariontes, existem diversos tipos de organismos unicelulares que diferem enormemente entre si. Os eucariontes unicelulares heterotróficos, denominados tradicionalmente protozoa, foram agrupados com os animais, enquanto que os eucariontes unicelulares autotróficos foram tradicionalmente agrupados com as plantas. No entanto, as inter-relações entre os grupos heterotróficos e aqueles autotróficos são óbvias para os que os estudaram a fundo; estes dois grupos não representam realmente linhas evolutivas diferentes. Entretanto, basicamente todos os organismos unicelulares (eucariontes) estão agrupados no reino Protista, analisado em detalhe nos Caps. 13 e 14. No grupo das algas, diversas linhas evolutivas se tornaram multicelulares — as algas verdes, as marrons e as vermelhas — no entanto, as algas são em grande maioria unicelulares. Por outro lado, as plantas são multicelulares; estas últimas porém não estão diretamente relacionadas com as algas multicelulares, exceção feita às algas verdes, as quais evoluíram durante o período da invasão da terra. Devido às características únicas das plantas — são organismos multicelulares, terrestres, sem movimento, fotossintetizantes — elas são reconhecidas como um reino à parte, mas com uma definição bem mais restrita do que foi tradicionalmente no passado.

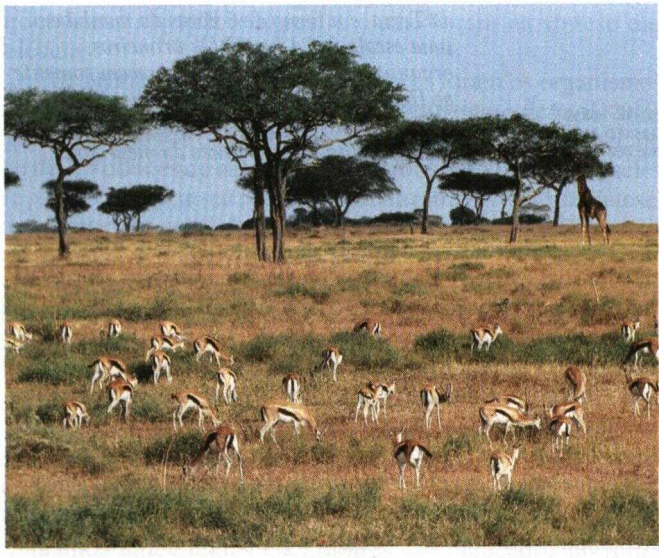
Enquanto as plantas obtêm seu alimento da fotossíntese (algumas exceções perderam esta habilidade mas são claramente derivadas do resto), os animais ingerem seu alimento, e os fungos (discutidos no Cap. 12) absorvem-no após secretarem



(b)



(c)



(e)

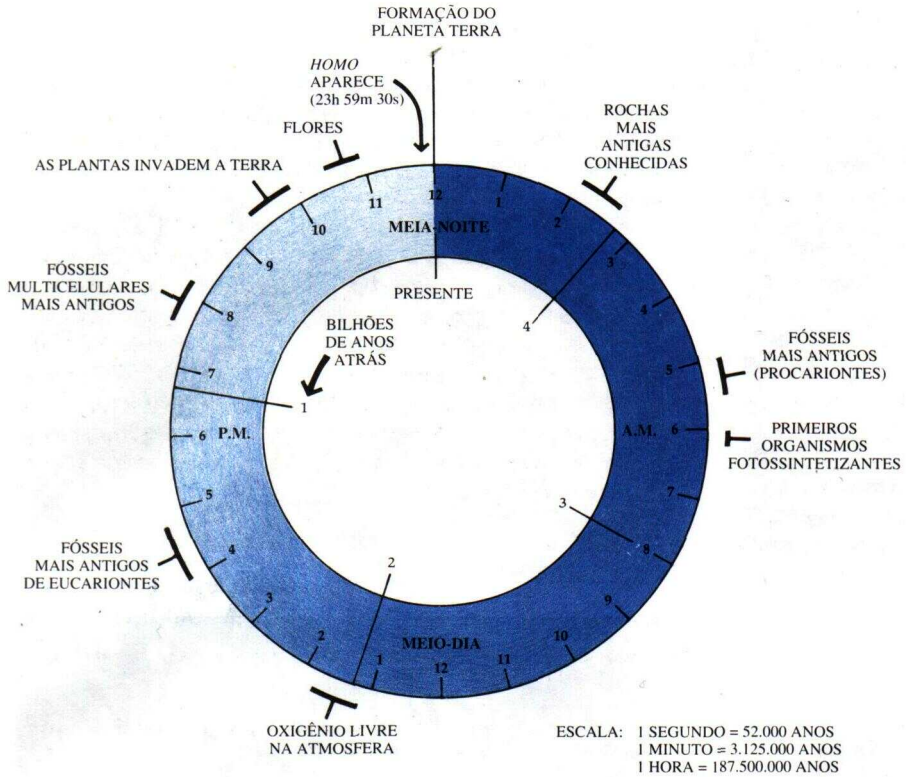
(f)

enzimas e digeri-lo externamente. Estas três linhas multicelulares, cada uma delas é tratada como um reino dentro dos eucariontes, sendo respectivamente denominados reino Plantae, reino Animalia e reino Fungi. Todos os outros eucariontes — um grupo bastante diverso — são atribuídos ao reino Protista. Devido a evidências moleculares — discutidas mais profundamente nos Caps. 10 e 11 —, atribuímos as bactérias a dois reinos, Eubacteria e Archaebacteria. Este livro reconhece, portanto, seis reinos de organismos.

Este livro inclui todos os organismos que foram tradicionalmente estudados por botânicos: plantas assim como bactérias, vírus, fungos e protistas autotróficos (algas). Tradicionalmente, somente os animais é que foram domínio dos zoólogos. Apesar de não considerarmos algas, fungos, bactérias ou vírus como plantas, e não nos referirmos a eles como plantas, eles estão aqui incluídos por tradição, e porque são normalmente considerados como parte do currículo da área de botânica, do mesmo modo que a própria botânica já foi considerada um dia como parte da medicina. *Virologia, bacteriologia, ficologia* (o estudo das algas) e *micologia* (o estudo dos fungos) são campos bem definidos e independentes, mas ainda recaem levemente sob o guarda-chuva da botânica.

A BOTÂNICA E O FUTURO

Neste capítulo, abrangemos dos primórios da vida neste planeta até a evolução das plantas e ecossistemas, assim como o desenvolvimento da agricultura e civilização. Esses tópicos bastante abrangentes são de interesse de várias pessoas além dos botânicos, ou biologistas vegetais. Grandes esforços serão necessários por parte dos botânicos e cientistas agrícolas para alimentar a população de seres humanos que cresce rapidamente, como discutido no Cap. 31. As plantas, algas e bactérias atuais são organismos que oferecem a melhor opção de servir como fonte renovadora de energia para as atividades humanas, do mesmo modo que as plantas, algas e bactérias extintas foram responsáveis pelo



1.9
O tempo biológico em uma escala de 24 horas. A vida aparece relativamente cedo na história da Terra, em torno de 6 horas da manhã em uma escala de 24 horas. Os primeiros organismos multicelulares aparecem somente ao final do entardecer destas 24 horas, e o gênero Homo *chega bem mais tarde — a menos de um minuto antes da meia-noite.*

grande acúmulo de gás, óleo e carvão dos quais a civilização industrial moderna é dependente. De modo ainda mais profundo, o papel das plantas, assim como o das algas e bactérias fotossintetizantes, domina nossa atenção. Como produtores de compostos energéticos no ecossistema global, estes organismos são o caminho pelo qual todos os outros organismos vivos, incluindo nós mesmos, obtemos energia, oxigênio e vários outros materiais necessários para nossa existência contínua. Como estudante de botânica, você estará em boa posição para compreender a importância dos problemas ecológicos e ambientais de todo dia, e essa compreensão o ajudará a construir um mundo melhor para se viver.

Com a aproximação do século 21, tornou-se evidente que os seres humanos, que estarão acima dos 6 bilhões de indivíduos em torno do ano 2000, estão usando a Terra com uma intensidade inimaginável, há algumas décadas. Cada hora, produtos químicos fabricados caem sobre praticamente cada centímetro quadrado da superfície terrestre. A camada de ozônio estratosférica, formada há 450 milhões de anos, foi seriamente atingida pelo uso de clorofluorocarbonetos (CFCs), e raios ultravioleta prejudiciais estão penetrando pela camada danificada, aumentando a incidência de câncer de pele em todo o mundo. Além do mais, foi feita uma estimativa de que no meio do próximo século a temperatura terrestre terá aumentado entre 1° e 6°C, devido ao efeito estufa, que caracteriza a retenção do calor irradiado pela superfície da Terra para o espaço. Este efeito estufa é intensificado pelo aumento das quantidades de dióxido de carbono, óxidos de nitrogênio, CFCs e gás metano na atmosfera, resultantes das atividades humanas. Mais sério ainda é a grande quantidade de espécies de plantas, animais, fungos e microrganismos que estão desaparecendo durante nosso período de vida — vítimas da exploração humana da Terra. Todos estes fatos são alarmantes e necessitam da nossa maior atenção.

Novas alternativas fantásticas foram desenvolvidas para melhor utilização das plantas pelos seres humanos — estas alternativas são discutidas ao longo de todo este livro. Atualmente é possível estimular o crescimento, deter o desenvolvimento de suas pragas, controlar o crescimento das ervas daninhas nas plantações e gerar híbridos entre plantas com muito mais precisão e muito mais alternativas do que jamais foi possível antes. O potencial destas novas descobertas está crescendo a cada ano, à medida que novas descobertas são feitas e novas aplicações são desenvolvidas. Por exemplo, os métodos de engenharia genética (apresentados no Cap. 25) tornam, a princípio, hoje em dia possível transferir genes sintéticos ou naturais de uma planta ou animal para outro organismo, de modo a serem obtidas novas características desejadas. Estes métodos, utilizados pela primeira vez em 1973, já utilizaram bilhões de dólares em investimento e aumentaram a esperança para o futuro. Novas descobertas, ainda por serem feitas, indubitavelmente excedem nossa imaginação e irão muito além dos fatos disponíveis atualmente.

É importante manter estes conceitos abrangentes em mente, já que nos aproximamos do Cap. 2, que trata da célula tão pequena que não pode ser vista a olho nu. O conhecimento básico em biologia vegetal por si só já é importante e é essencial para diversas áreas. Este conhecimento também é importante para que possa ajudar na escolha de propostas para diminuir alguns dos problemas cruciais da sociedade e para as decisões difíceis com as quais iremos nos deparar. O nosso próprio futuro, o futuro do mundo e o futuro de todas as formas de plantas — como espécies únicas e integrantes do sistema que mantém a vida na qual todos nós nos desenvolvemos — dependem do nosso conhecimento. Assim, este livro é dedicado não apenas aos botânicos do futuro, sejam professores ou pesquisadores, mas também a todos os cidadãos, cientistas e a todas as pessoas em cujas mãos tais decisões recaem.

Resumo

Apenas poucos tipos de organismos — plantas, algas e algumas bactérias — têm a capacidade de capturar a energia do sol e fixá-la em moléculas orgânicas pelo processo da fotossíntese. Praticamente toda a vida na Terra depende, direta ou indiretamente, dos produtos deste processo.

O planeta Terra tem aproximadamente 4,5 bilhões de anos. Acredita-se que sua atmosfera primitiva era constituída basicamente de gás nitrogênio, com relativamente grandes quantidades de vapor de água e dióxido de carbono. Os quatro elementos presentes nesses gases — carbono, hidrogênio, nitrogênio e oxigênio — perfazem 98% da matéria encontrada em todos os organismos vivos. Na turbulenta atmosfera primitiva, os gases eram espontaneamente associados para formar novas moléculas maiores. O oxigênio (que atualmente constitui aproximadamente 21% da atmosfera terrestre) era praticamente inexistente até que o aparecimento dos organismos fotossintetizantes o produzisse em quantidade. Como conseqüência, os raios ultravioleta (agora bloqueados em grande parte pela camada de ozônio) bombardeavam a superfície terrestre e auxiliaram na síntese das moléculas.

Os primeiros organismos a aparecer foram os organismos heterotróficos, que são aqueles que se alimentam de moléculas orgânicas ou outros organismos. O fóssil mais antigo conhecido data de 3,5 bilhões de anos. Os organismos autotróficos, aqueles que podem produzir seu próprio alimento através da fotossíntese, não apareceram antes de 3,4 bilhões de anos atrás. Até aproximadamente 1,5 bilhão de anos, as bactérias — os procariontes — eram os únicos organismos que existiam. Os eucariontes, com células maiores e mais complexas, apareceram neste período. Os eucariontes multicelulares começaram a aparecer há pelo menos 650 milhões de anos, e eles começaram a invadir a terra há mais ou menos 450 milhões de anos.

As plantas são basicamente um grupo terrestre, um de diversas linhagens evolutivas constituído basicamente de organismos multicelulares. Os outros grandes grupos são os fungos, que absorvem seu alimento, e animais, que ingerem seu alimento. Os organismos unicelulares eucariontes são colocados no reino Protista, juntamente com três grupos menores de eucariontes multicelulares — as algas vermelhas, marrons e verdes. Todas as seis linhas multicelulares evoluíram de modo independente a partir dos protistas unicelulares.

As plantas, que evoluíram das algas verdes, adquiriram uma série de características especializadas que as favorecem na vida na terra. Estas características são bem mais desenvolvidas no grupo dominante conhecido como plantas vasculares. Entre estas estão a cutícula cerosa, onde podemos encontrar aberturas especializadas, os estômatos, através dos quais as trocas gasosas são feitas, e um eficiente sistema de condução. Este sistema consiste no xilema, no qual a água e minerais absorvidos passam das raízes para os caules e folhas, e o floema, que transporta os produtos da fotossíntese para todas as partes da planta. As plantas aumentam de tamanho por crescimento primário e em largura por crescimento secundário, ambos ocorrendo em zonas de rápida divisão celular conhecidas como meristemas.

Ao longo do aparecimento das plantas, elas começaram a constituir biomas, grandes associações terrestres de plantas e animais. Os sistemas interativos entre biomas e os ambientes circundantes não-vivos são chamados de ecossistemas. Os seres humanos, que apareceram há aproximadamente 2 milhões de anos, desenvolveram a agricultura há pelo menos 11.000 anos e se tornaram, por conseqüência, a força ecológica dominante na Terra. Os homens usaram seu próprio conhecimento das plantas para promover seu próprio desenvolvimento e continuarão a fazê-lo cada vez mais no futuro.

Sugestão para Leituras Adicionais

Dickerson, R.E.: "Chemical Evolution and the Origin of Life," *Scientific American* 239(3):70-86, September 1978.

Uma pequena e excelente revisão sobre as modificações que, acredita-se, ocorreram durante a evolução da vida na Terra.

Groves, David I., John S.R. Dunlop, and Roger Buick: "An Early Habitat of Life," *Scientific American* 245(4):64-73, October 1981.

Uma vívida descrição sobre uma poça de lama na Austrália que pode ter abrigado microrganismos há 3,5 bilhões de anos.

Margulis, Lynn: *Early Life*, Science Books International, Inc., Boston, 1982.

Um excelente texto que trata da evolução da vida na Terra e sua história de 3,5 bilhões de anos até aproximadamente 700 milhões de anos; seu estilo é semipopular e de fácil leitura.

Milne, David, David Raup, John Billingham, Karl Niklas, and Kevin Padian (eds.): *The Evolution of Complex and Higher Organisms,* National Aeronautics and Space Administration Special Publication SP-478, U.S. Government Printing Office, Washington, D.C., 1985.

Descreve a história da vida na Terra e o curso de sua evolução. Também traz informações sobre as possíveis direções das pesquisas futuras.

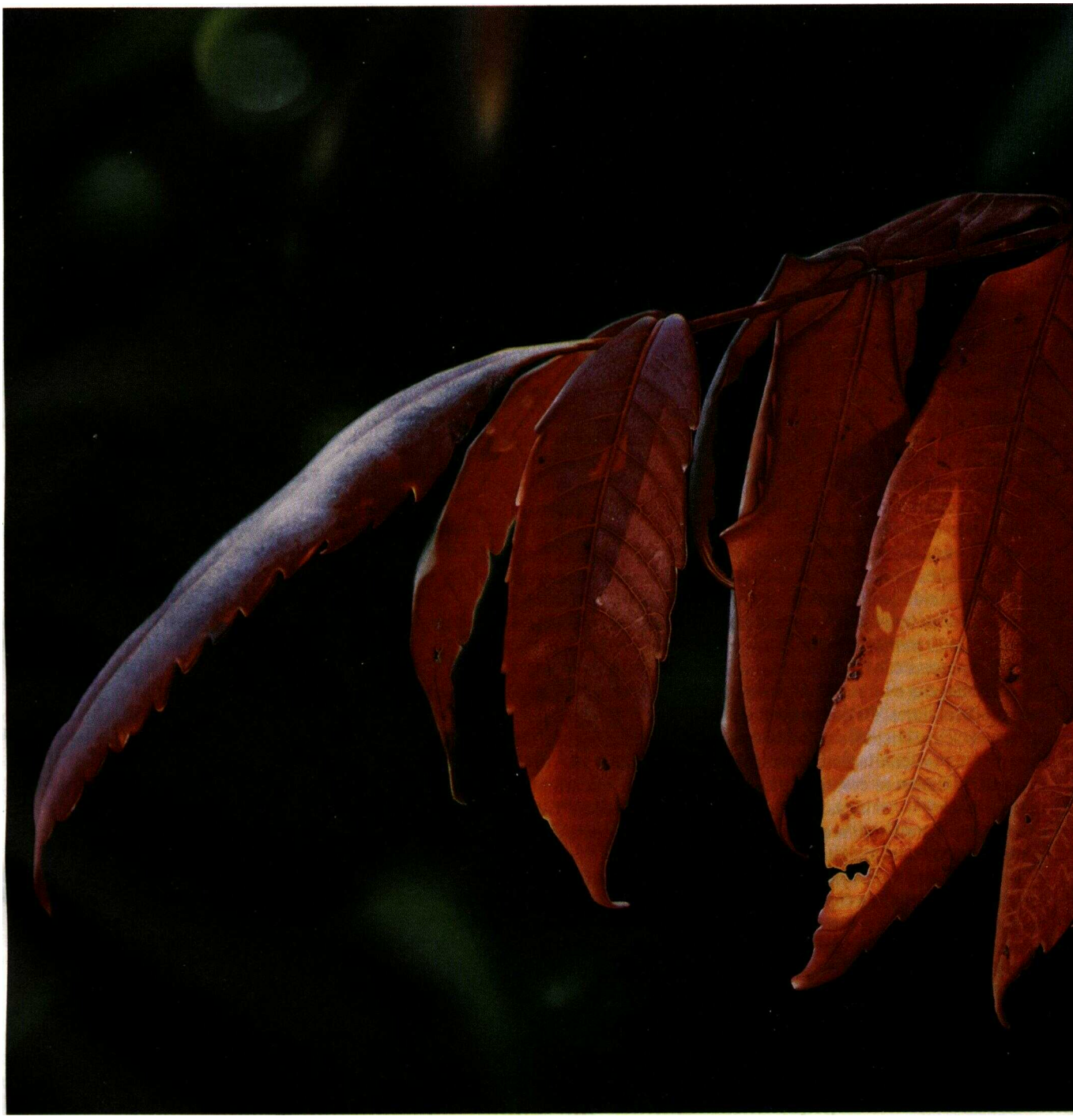
Schopf, J. William: *Earth's Earliest Biosphere: Its Origin and Evolution,* Princeton University Press, Princeton, N.J., 1983.*

Uma fantástica coleção de artigos documentando a história da vida primitiva da Terra antes do aparecimento das células eucarióticas.

* Disponível em brochura.

SEÇÃO 1

A Célula Vegetal: Estrutura e Metabolismo



Com a chegada das tardes frias de outono, os folíolos desta folha de sumagre começaram a mostrar sua coloração outonal, devido principalmente aos pigmentos vermelhos de antocianina que são sintetizados pela primeira vez na folha. Ao mesmo tempo que estes pigmentos hidrossolúveis são sintetizados, os pigmentos de clorofila, essenciais para a fotossíntese, são degradados e a folha gradualmente sofre uma transformação.

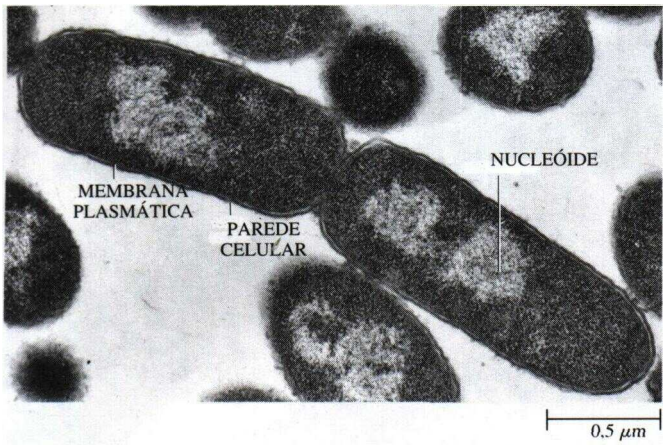
CAPÍTULO 2

Introdução à Célula Eucariótica

As células são as unidades funcionais e estruturais da vida. Os menores organismos são compostos de uma única célula. Os maiores são feitos de bilhões de células, cada uma das quais ainda vive uma existência parcialmente independente. A caracterização de que todos os organismos são compostos por células foi um dos mais importantes avanços conceituais na história da biologia porque proporcionou um tema unificador para o estudo de toda matéria viva. Quando estudada ao nível celular, mesmo os organismos mais diversos são extremamente similares uns aos outros, tanto na sua organização física quanto nas propriedades bioquímicas. A **teoria celular** foi formulada no início do século 19, muito antes da apresentação da *teoria da evolução* de Darwin, mas esses dois grandes conceitos unificadores estão, na verdade, estreitamente correlacionados. Devido à similaridade entre as células, podemos ter uma pequena idéia da longa história evolutiva que liga os organismos modernos, incluindo plantas e nós mesmos, com as primeiras unidades celulares que se formaram na Terra há bilhões de anos.

Existem muitos tipos diferentes de células. Dentro de nosso próprio corpo há mais de 100 tipos distintos de células. Em uma colher de chá de água de açude, podem-se encontrar vários tipos diferentes de organismos unicelulares, e no açude inteiro há provavelmente centenas de espécies nitidamente diferentes. As plantas são compostas de células que são superficialmente muito diferentes daquelas de nosso próprio corpo, e insetos têm muitos tipos de células que não são encontrados em plantas ou em vertebrados. Assim, um fato notável sobre as células é a sua diversidade.

Outro fato ainda mais interessante sobre as células é a sua similaridade. Toda célula viva é uma unidade independente e ao menos parcialmente autônoma, e cada uma é limitada por uma membrana externa — a membrana plasmática, ou plasmalema (freqüentemente chamada simplesmente de membrana celular) — que controla a passagem de materiais para dentro ou para fora da célula e, desse modo, torna possível a diferenciação bioquímica e estrutural da célula de seus arredores. Incluso no interior desta membrana está o citoplasma, o qual, na maioria das células, inclui uma variedade de corpúsculos discretos e várias moléculas dissolvidas ou em suspensão. Além disso, toda célula contém DNA (ácido desoxirribonucléico), que codifica a infor-



2.1
Escherichia coli, *uma bactéria que é um habitante comum e geralmente inofensivo do trato digestivo humano, é um exemplo de uma célula procarionte. Cada um destes organismos em forma de bastonetes com formato de vara tem uma parede celular, uma membrana plasmática e um citoplasma. As duas células no centro são o produto de uma divisão celular recente e que ainda não se separaram completamente. O DNA é encontrado na área menos granular — o nucleóide — no centro de cada célula. A aparência densamente granular do citoplasma é devido principalmente à presença de numerosos ribossomos (estruturas envolvidas com a síntese de proteínas).*

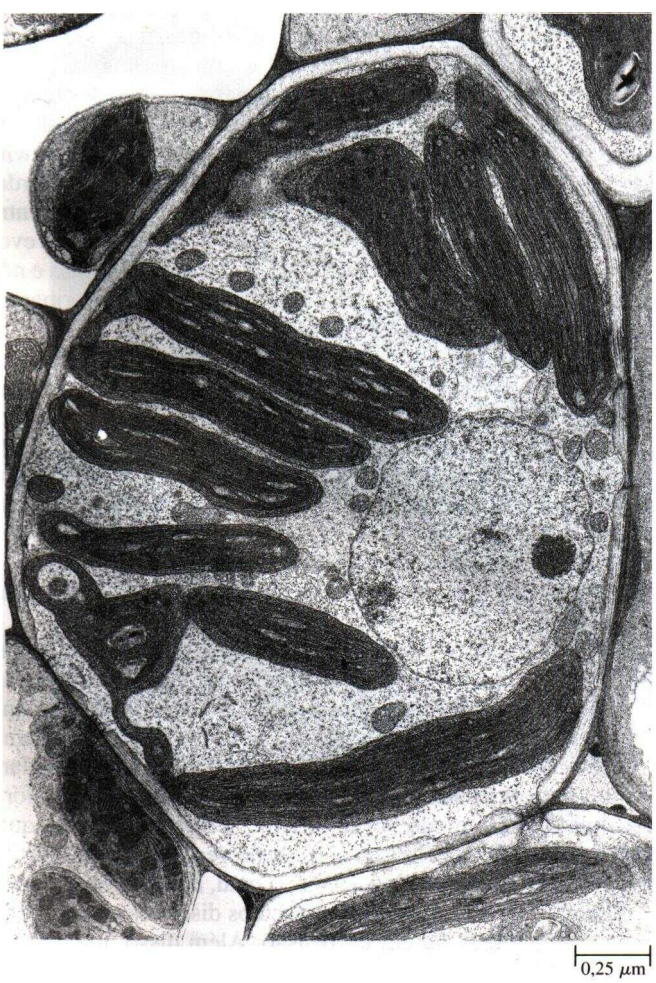
mação genética (ver Cap. 8), e este código, com raras exceções, é o mesmo para todos os organismos, sejam eles bactérias, um carvalho ou o homem.

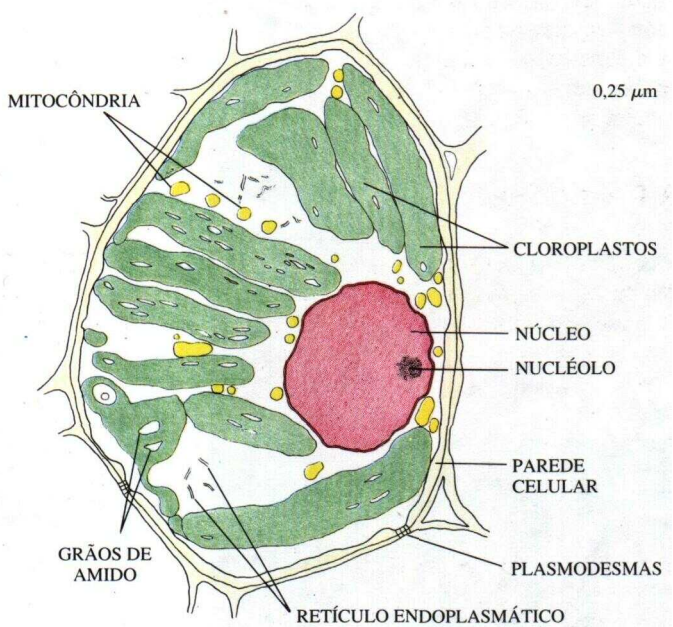
Procariontes e Eucariontes

Dois grupos fundamentalmente distintos de organismos podem ser reconhecidos: **procariontes** e **eucariontes.** Estes termos são derivados da palavra grega *karyon,* que significa "miolo" (núcleo). O termo *procarionte* significa "antes do núcleo" e *eucarionte* "com um bom, ou verdadeiro, núcleo".

Os procariontes são representados pelas bactérias, incluindo as cianobactérias (ver Cap. 11). A diferença mais importante entre as células procarióticas e as células eucarióticas é a ausência de núcleos, isto é, seu DNA não é envolvido por um envelope membranoso (Fig. 2.1). Seu DNA também não está associado a proteínas para formar os cromossomos. As bactérias não possuem estruturas especializadas envoltas por membranas para executar funções específicas, embora tenham algumas membranas internas que estão envolvidas em funções específicas.

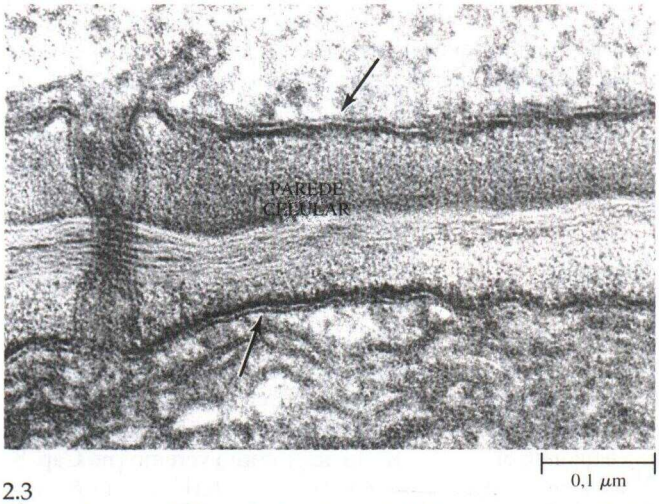
Nas células eucarióticas o DNA é encontrado nos cromossomos associado a proteínas, que estão em um núcleo delimitado por duas membranas denominadas envelope nuclear. As células eucarióticas são ainda divididas em diferentes compartimentos que realizam diversas funções (Fig. 2.2).





2.2
À esquerda está ilustrado um corte de uma célula vegetal visto em um microscópio eletrônico. No desenho que acompanha, alguns componentes celulares são identificados.

*Esta célula, em particular, é uma célula da bainha da folha de uma planta de milho (*Zea mays*). O núcleo — local da informação genética celular — pode ser visto no centro à direita. Um único e bem definido nucléolo é visível no interior do núcleo. Vários cloroplastos (organelas envolvidas na fotossíntese) e mitocôndrias (organelas envolvidas na conversão de alimento em energia utilizável) podem também ser vistos nesta célula. Alguns dos cloroplastos contêm grãos ovais de amido que têm aparência clara.*



2.3
*As membranas celulares freqüentemente têm uma aparência de três camadas (escuro-claro-escuro) sob um maior aumento. Isto pode ser visto nas membranas plasmáticas (ver setas) dos dois lados da parede celular comum entre duas células de uma folha de milho (*Zea mays*).*

A compartimentalização em células eucarióticas é efetuada por intermédio de membranas, que, quando vistas com a ajuda de um microscópio eletrônico, parecem ser bastante semelhantes em vários organismos. Quando preservadas e coradas apropriadamente, estas membranas podem ter uma aparência de três camadas, consistindo em duas camadas escuras separadas por uma camada mais clara (Fig. 2.3). O termo "unidade de membrana" tem sido utilizado para designar membranas que têm tal aparência.

A Célula Vegetal

A célula consiste tipicamente em uma **parede celular** mais ou menos rígida e um **protoplasto.** O termo *protoplasto* é derivado do termo **protoplasma,** que é utilizado ao se referir aos compo-

Quadro 2.1 *Inventário dos componentes da célula vegetal*

Parede Celular	Lamela Média	
	Parede primária	
	Parede secundária	
	Plasmodesmas	
Protoplasto	Núcleo	Envelope nuclear
		Nucleoplasma
		Cromatina
		Nucléolo
	Citoplasma	Substância fundamental
		Organelas delimitadas por duas membranas:
		Plastídeos
		Mitocôndria
		Organelas delimitadas por uma membrana:
		Microcorpúsculos
		Vacúolos (tonoplasto)
		Sistema de endomembranas
		Retículo endoplasmático
		Dictiossomos
		Vesículas
		Membrana plasmática
		Citoesqueleto
		Microtúbulos
		Filamentos de actina
		Ribossomos
Substâncias Ergásticas*	Cristais	
	Antocianinas	
	Grãos de amido	
	Taninos	
	Gorduras, óleos e ceras	
	Corpos protéicos	

* Podem ser encontradas na parede celular, substância fundamental e/ou organelas.

Origem da Teoria Celular

No século 17, o físico inglês Robert Hooke, usando um microscópio construído por ele mesmo, notou que a cortiça e outros tecidos vegetais eram feitos de pequenas cavidades separadas por paredes. Ele chamou estas cavidades de "células", cujo significado é "pequenos espaços". Entretanto, a palavra não assumiu o seu significado atual até 150 anos mais tarde.

Em 1838, Matthias Schleiden, um botânico alemão, chegou à conclusão de que todos os tecidos vegetais estão organizados na forma de células. No ano seguinte, o zoólogo Theodor Schwann estendeu a observação de Schleiden para tecidos animais e propôs uma base celular para todo ser vivo. A teoria celular é de importância central e tremenda para a biologia, porque ela enfatiza a similaridade básica de todos os sistemas vivos e, assim, traz uma unidade básica para a larga variedade de estudos envolvendo muitos tipos diferentes de organismos.

Em 1858, a teoria da célula tomou um significado mais amplo quando o patologista Rudolf Virchow generalizou que células podem surgir somente a partir de outras células preexistentes: "Onde existe uma célula, deve ter existido uma célula preexistente, da mesma forma que o animal surge de um animal e a planta de uma planta... Ao longo de todas as formas de vida, seja entre organismos animais ou vegetais ou seus componentes, domina uma lei eterna de desenvolvimento contínuo."

Na perspectiva ampla da evolução, o conceito de Virchow assumiu um significado ainda maior. Há uma continuidade ininterrupta entre as células modernas — e os organismos que elas compõem — e as células primitivas que surgiram inicialmente na Terra há pelo menos 3,5 bilhões de anos.

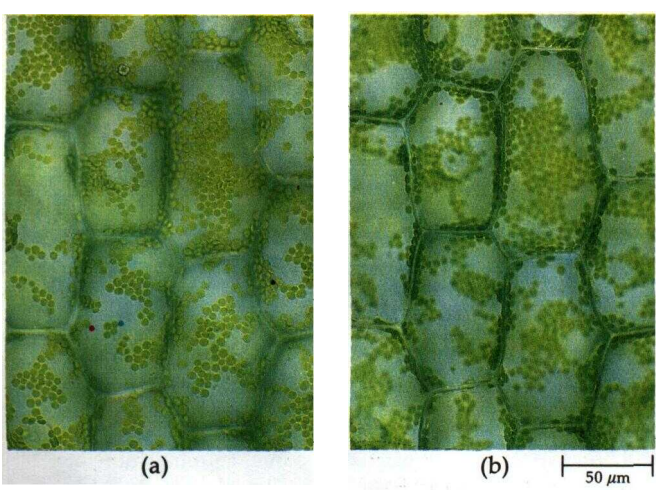
nentes das células. Um protoplasto é a unidade de protoplasma no interior da parede celular.

Um protoplasto é constituído por um **citoplasma** e um **núcleo** (ver Quadro 2.1). O citoplasma inclui entidades distintas, delimitadas por membranas (organelas como plastídeos e mitocôndria), sistemas de membranas (o retículo endoplasmático e dictiossomos) e entidades não-membranosas (como ribossomos, filamentos de actina e microtúbulos). O resto do citoplasma — a "sopa celular", ou matriz celular, na qual o núcleo, diversas estruturas e sistemas membranosos estão suspensos — é chamado de **substância fundamental.** (O termo "citosol" é freqüentemente utilizado para definir a substância fundamental.) O citoplasma é separado da parede celular por uma única membrana, a membrana plasmática. Ao contrário da maior parte das células animais, as células vegetais desenvolvem uma ou mais cavidades preenchidas com líquido, ou **vacúolos**, no interior de seu citoplasma. O vacúolo é delimitado por uma membrana simples chamada **tonoplasto.**

Em uma célula vegetal viva, como por exemplo a da *Elodea* (Fig. 2.4), o citoplasma está freqüentemente em movimento; as organelas, assim como várias substâncias suspensas na substância fundamental, podem ser observadas sendo arrastadas de um modo ordenado pelo movimento de correntes. Este movimento é conhecido como **corrente citoplasmática**, ou **ciclose,** e é contínuo durante a vida celular. A corrente citoplasmática sem dúvida facilita a troca de materiais no interior da célula e entre a célula e o meio externo; entretanto, não se sabe se esta é a função primária da corrente citoplasmática.

Membrana Plasmática

Entre as várias membranas da célula, a membrana plasmática é aquela que tipicamente apresenta em fotomicrografias eletrônicas a aparência escura-clara-escura. A membrana plasmática tem várias funções importantes: (1) ela medeia o transporte de substâncias para o interior e para fora do protoplasto (ver Cap. 4); (2) coordena a síntese e montagem das microfibrilas da parede celular (celulose); e (3) traduz sinais hormonais e do ambiente envolvidos no controle do crescimento celular e diferenciação.



2.4
Uma célula de Elodea *em dois planos de foco.* (a) *Foco na superfície superior da célula.* (b) *Foco no meio da célula. As numerosas estruturas em forma de disco são cloroplastos localizados no citoplasma ao longo da parede. Na vista superficial* (a), *os cloroplastos em forma de disco parecem circulares de perfil. Em* (b) *os cloroplastos têm superfícies mais largas em frente da parede e aparecem mais elongados. Note em* (b) *a ausência de cloroplastos no centro da célula, isto é, no interior do vacúolo.*

Núcleo

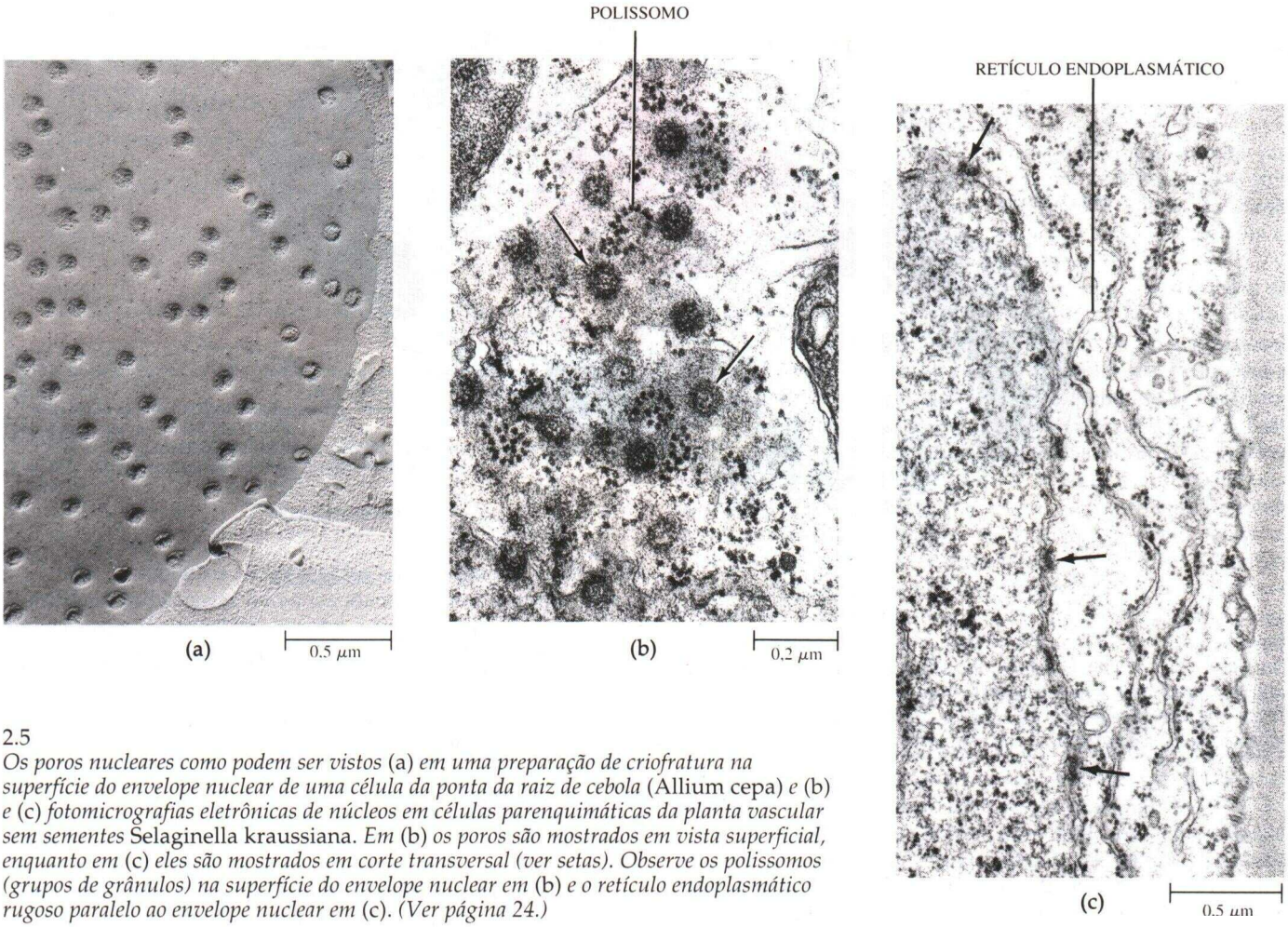
O núcleo é geralmente a estrutura mais proeminente no interior do protoplasto de células eucarióticas. O núcleo realiza duas funções importantes: (1) ele controla as atividades normais da célula por determinar quais moléculas protéicas serão produzidas pela célula e quando elas serão produzidas, como veremos no Cap. 8; e (2) armazena informação genética, transferindo esta para as células filhas durante a divisão celular.

Nas células eucarióticas, o núcleo é delimitado por um par de membranas chamado de **envelope nuclear.** O envelope nuclear, como visto com a ajuda de um microscópio eletrônico, contém um grande número de poros que têm um diâmetro entre 30 e 100 nanômetros (ver a Fig. 2.5); as membranas internas e externas se juntam ao redor do poro formando a margem de sua abertura. Os poros não são apenas buracos no envelope; cada um tem uma estrutura complicada. Eles garantem uma passagem direta através do envelope nuclear para que possa ocorrer a troca de materiais entre o núcleo e o citoplasma. Em vários locais a membrana externa do envelope pode ser contínua com o retículo endoplasmático, um complexo sistema de membranas que tem um papel central na biossíntese celular. O envelope nuclear pode ser considerado uma parte do retículo endoplasmático especializado e diferenciado pela sua localização.

Se a célula é tratada com técnicas especiais de coloração, finos filamentos e grãos de **cromatina** podem ser distinguidos no **nucleoplasma,** ou substância fundamental nuclear. A cromatina é composta de DNA combinado com grandes quantidades de proteínas chamadas histonas. Durante o processo de divisão nuclear, a cromatina torna-se progressivamente mais condensada até que ela assume a forma de **cromossomos.** Cromossomos (cromatina) de núcleos que não estão em divisão aparentemente estão ligados em um ou mais pontos do envelope nuclear. A informação hereditária é carregada nas moléculas de DNA contidas nos cromossomos. O conteúdo de DNA por célula é muito maior em organismos eucariontes do que em bactérias.

Organismos diferentes têm um número diferente de cromossomos presentes em suas células somáticas (do corpo). *Haplopappus gracilis,* uma planta anual do deserto, tem 4 cromossomos por célula; repolho, 20; trigo, 42; e uma espécie de samambaia *Ophioglossum,* em torno de 1.250. As células reprodutoras, ou gametas, entretanto, têm apenas a metade do número de cromossomos que é característico das células somáticas do organismo. O número de cromossomos nos gametas é conhecido como número **haplóide** ("simples"), e o de células somáticas é chamado de número **diplóide** ("duplo").

Normalmente as únicas estruturas discerníveis no microscópio óptico são estruturas esféricas conhecidas como **nucléolos,** um ou mais dos quais estão presentes em cada núcleo que não estão em divisão (Fig. 2.2). Em muitos organismos diplóides, o núcleo contém um nucléolo para cada conjunto haplóide de cromossomos. Os nucléolos podem fundir-se e então apare-



2.5
Os poros nucleares como podem ser vistos (a) *em uma preparação de criofratura na superfície do envelope nuclear de uma célula da ponta da raiz de cebola* (Allium cepa) *e* (b) *e* (c) *fotomicrografias eletrônicas de núcleos em células parenquimáticas da planta vascular sem sementes* Selaginella kraussiana. *Em* (b) *os poros são mostrados em vista superficial, enquanto em* (c) *eles são mostrados em corte transversal (ver setas). Observe os polissomos (grupos de grânulos) na superfície do envelope nuclear em* (b) *e o retículo endoplasmático rugoso paralelo ao envelope nuclear em* (c). *(Ver página 24.)*

cerem como uma estrutura maior. Cada nucléolo contém altas concentrações de RNA (ácido ribonucléico) e proteínas, além de grandes alças de DNA provenientes de vários cromossomos. As alças de DNA, conhecidas como região organizadora de nucléolo, são os sítios de formação de RNA ribossomal. O nucléolo é efetivamente o local de montagem dos ribossomos.

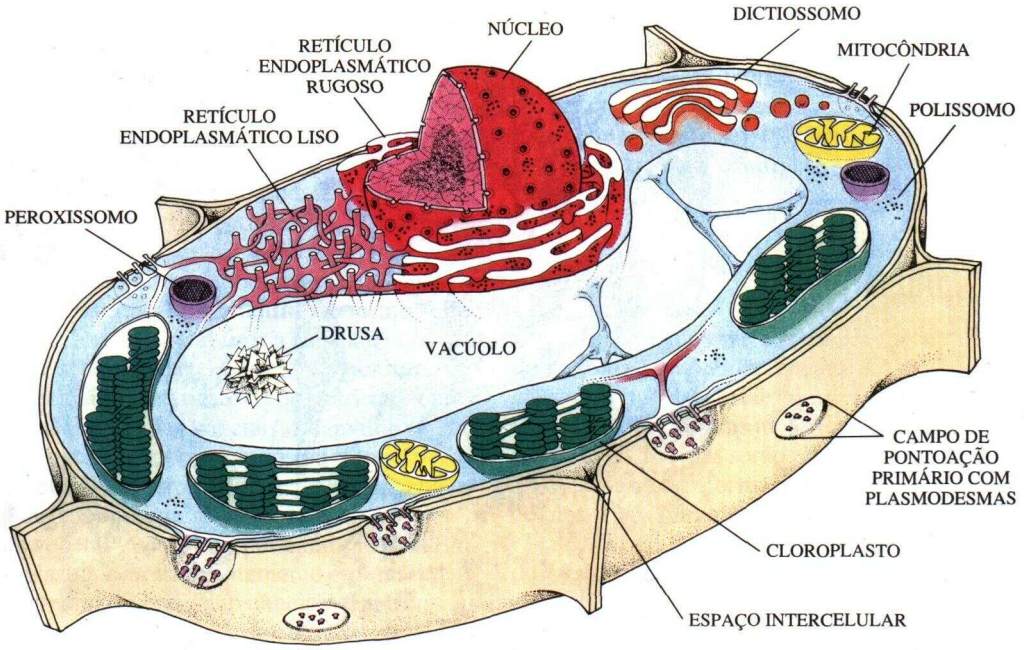
Plastídeos

Em conjunto com vacúolos e paredes celulares, os **plastídeos** são componentes característicos das células vegetais. Cada plastídeo é envolvido por um envelope constituído de duas membranas. Internamente, o plastídeo é diferenciado em um sistema de membranas e uma matriz mais ou menos homogênea, o **estroma.** Os plastídeos maduros são normalmente classificados com base nos tipos de pigmentos que contêm.

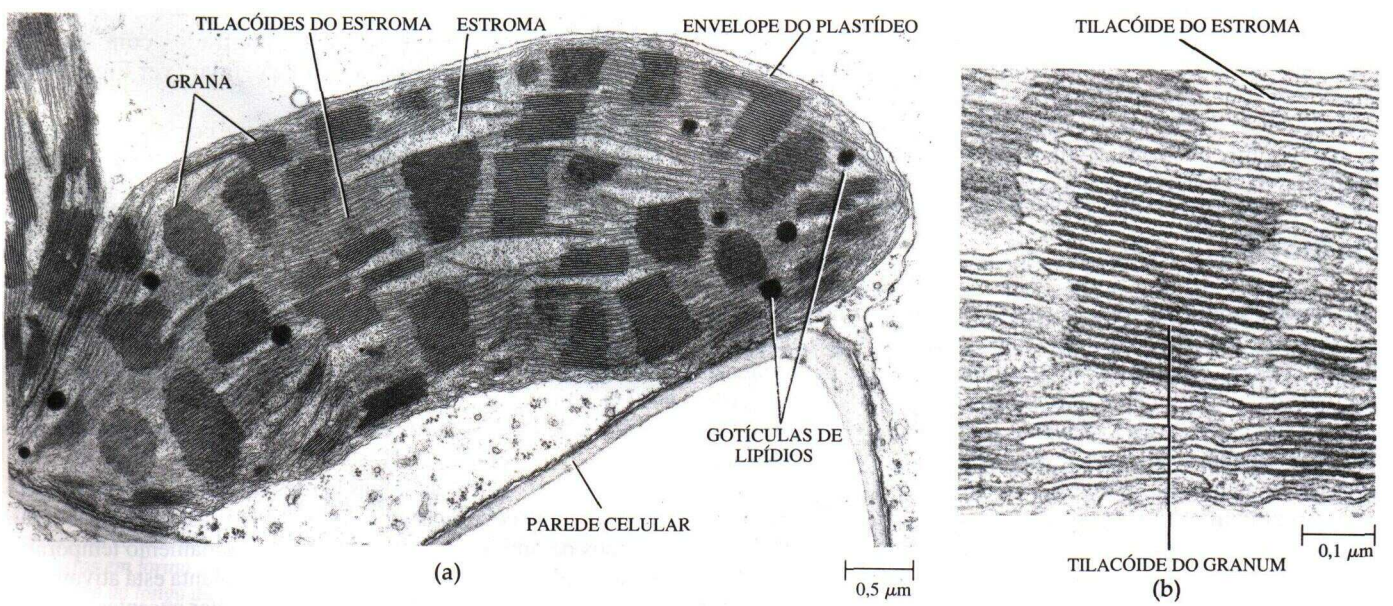
Os **cloroplastos,** o local da fotossíntese (ver Cap. 7), contêm pigmentos de clorofila e carotenóides. Os pigmentos de clorofila são os responsáveis pela cor verde destes plastídeos. Em plantas, os cloroplastos têm usualmente a forma discóide e medem entre 4 e 6 micrômetros de diâmetro. Uma única célula do mesófilo ("meio da folha") pode conter de 40 a 50 cloroplastos; um milímetro quadrado de folha contém cerca de 500.000. Os cloroplastos são geralmente encontrados com suas superfícies maiores paralelas à parede celular (ver Figs. 2.4b e 2.6).

A estrutura interna dos cloroplastos é complexa (Fig. 2.7). O estroma é atravessado por um elaborado sistema membranoso em forma de vesículas achatadas chamado **tilacóides.** Acredita-se que os tilacóides constituam um único sistema interco-nectado. Os cloroplastos são geralmente caracterizados pela presença dos **grana** (singular: **granum**), discos de tilacóides empi-lhados que se assemelham a uma pilha de moedas. Os tilacóides dos vários grana estão conectados uns aos outros por tilacóides (os tilacóides do estroma ou tilacóides intergrana) que atravessam o estroma. Os pigmentos de clorofila e os carotenóides são encontrados embebidos nas membranas dos tilacóides.

Os cloroplastos das algas verdes e plantas contêm freqüentemente grãos de amido e pequenas gotículas de lipídio (óleo). Os grãos de amido são produtos de armazenamento temporário e se acumulam somente quando a alga ou planta está ativamente fotossintetizando (Fig. 2.2). Eles podem estar ausentes dos cloroplastos de plantas que foram mantidas no escuro por apenas 24 horas, mas logo reaparecem nas plantas colocadas na luz após um período de 3 ou 4 horas.



2.6
Um diagrama tridimensional de uma célula vegetal contendo cloroplastos. Tipicamente, cloroplastos em forma discóide são localizados com sua superfície maior em frente à superfície da parede. O centro desta célula é ocupado por um vacúolo (envolvido por um tonoplasto) e contém uma drusa (um agregado de cristais). Nesta célula, o núcleo situa-se no citoplasma ao longo da parede, embora em algumas células ele possa aparecer suspenso por colunas de citoplasma no centro do vacúolo, envolto por uma fina camada de citoplasma.



2.7
(a) *Um cloroplasto de uma folha de milho* (Zea mays). (b) *Detalhe mostrando os grana compostos de pilhas de discos de tilacóides. Os tilacóides de vários grana são interconectados por outros tilacóides, normalmente chamados de tilacóides do estroma.*

Quadro 2.2 ***Medidas usadas em microscopia***

1 centímetro (cm)	= 1/100 metro = 0,4 polegada*
1 milímetro (mm)	= 1/1.000 metro = 1/10 cm
1 micrômetro (μm)**	= 1/1.000.000 metro = 1/10.000 cm
1 nanômetro (nm)	= 1/1.000.000.000 metro = 1/10.000.000 cm
1 angstrom (Å)†	= 1/10.000.000.000 metro = 1/100.000.000 cm

ou

1 metro = 10^2 cm = 10^3 mm = 10^6 μm = 10^9 nm = 10^{10}Å

* Uma tabela de conversão do sistema métrico para o inglês é encontrada no Apêndice B.

** Micrômetros eram anteriormente conhecidos como mícrons (μ) e nanômetros, como milimícrons (μm).

† O angstrom não é aceito como medida no Sistema Internacional de Unidades; no passado, entretanto, era amplamente usado em microscopia.

Os cloroplastos são organelas semi-autônomas que se assemelham às bactérias de várias maneiras. Por exemplo, como as bactérias, o cloroplasto contém um ou mais *nucleóides* — regiões livres de grana contendo DNA. O DNA do plastídeo, como o de uma bactéria, existe na forma circular, além de não estar associado a histonas. Além disso, os ribossomos de bactérias e cloroplastos são aproximadamente 2/3 do tamanho dos ribossomos citoplasmáticos de eucariontes. Do mesmo modo, a síntese protéica em ribossomos bacterianos e de cloroplastos é inibida por antibióticos, tais como cloranfenicol e estreptomicina, que não têm efeito em ribossomos eucariontes.

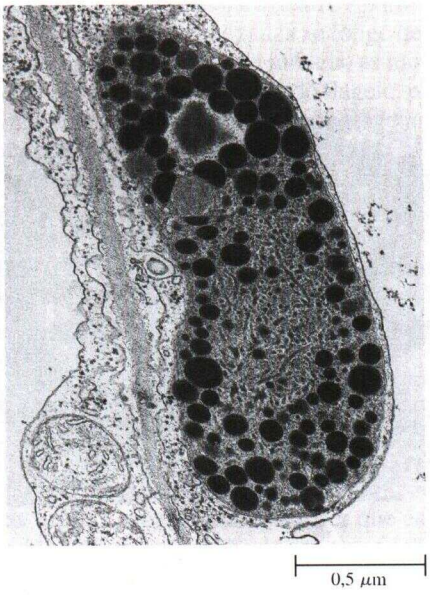
A habilidade de formar cloroplastos e pigmentos associados a eles envolve a participação do DNA nuclear e platidial. Entretanto, o controle global está claramente associado ao núcleo. Embora algumas proteínas da organela sejam codificadas, ou especificadas, pelo DNA plastidial e sintetizadas no plastídeo, a maior parte das proteínas dentro dos plastídeos é codificada pelo DNA nuclear, sintetizado na substância fundamental e depois importado para o plastídeo.

A maior parte de nosso alimento e combustível tem como fonte principal os cloroplastos. Estes não são unicamente sítios da fotossíntese; os cloroplastos também estão envolvidos na síntese de aminoácidos e de ácidos graxos, além de fornecerem espaço para armazenagem temporária do amido.

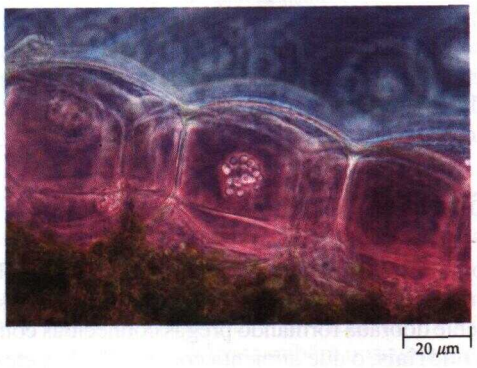
Os **cromoplastos** (do grego *chroma,* cor) também são plastídeos que armazenam pigmentos (Fig. 2.8). Com tamanhos variados, os cromoplastos não apresentam clorofila mas sintetizam os pigmentos carotenóides, que são em geral responsáveis pela coloração amarela, laranja ou vermelha de várias flores, folhas velhas, alguns frutos e algumas raízes. Os cromoplastos podem desenvolver-se a partir de cloroplastos verdes preexistentes devido a uma transformação na qual a clorofila e a estrutura da membrana interna dos cloroplastos desaparecem e grandes quantidades de carotenóides são acumuladas, como ocorre durante o amadurecimento de vários frutos. As funções específicas dos cromoplastos ainda não são bem conhecidas, apesar de atraírem insetos e outros animais com os quais co-evoluíram, tendo um papel essencial na polinização cruzada de flores e na dispersão de frutos e sementes (ver Cap. 19).

Os **leucoplastos** (Fig. 2.9) são plastídeos não pigmentados. Alguns sintetizam amido (*amiloplastos*; Fig. 2.10), enquanto se acredita que outros sejam capazes de formar uma variedade de substâncias, incluindo óleos e proteínas. Os leucoplastos, se expostos à luz, podem transformar-se em cloroplastos.

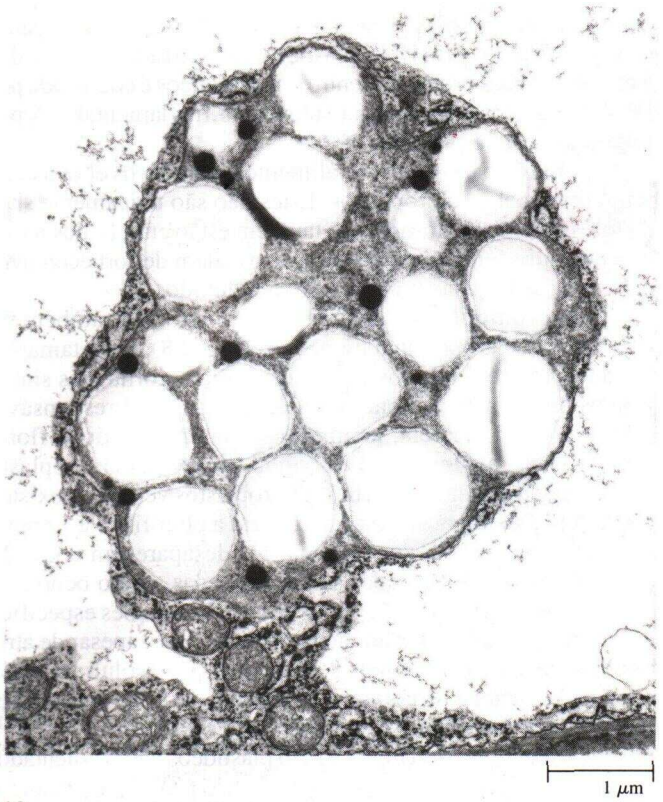
Os **proplastídeos** são plastídeos pequenos, indiferenciados, incolores ou verde-claros que aparecem nas células meristemáticas (que se dividem) das raízes e folhas. Eles são os precursores dos outros plastídeos altamente diferenciados como os cloroplastos, cromoplastos ou amiloplastos (Fig. 2.11). Se o desenvolvimento de um proplastídeo em uma forma mais diferenciada é interrompido pela ausência de luz, este pode formar um ou mais **corpúsculos prolamelares,** que são estruturas semicristalinas compostas de membranas tubulares (Fig. 2.12). Os plastídeos que contêm estruturas prolamelares são denominados de **estioplastos.** Os estioplastos se formam nas células das fo-



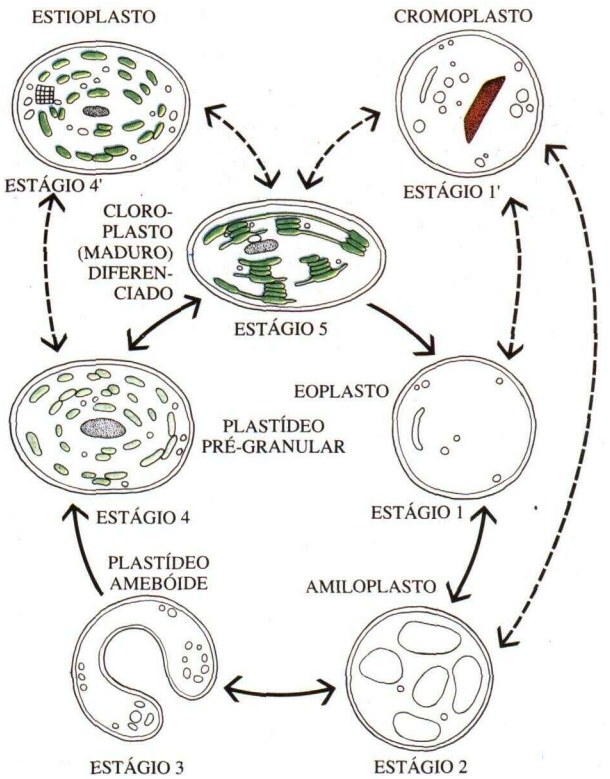
2.8
Os cromoplastos de uma pétala de Forsythia. *Os cromoplastos contêm inúmeras gotículas de lipídios que são eletrodensas, nas quais está armazenado o pigmento responsável pela coloração da pétala.*



2.9
Os leucoplastos estão agrupados em torno do núcleo de uma célula epidérmica (no centro) de uma folha de Zebrina. *A coloração púrpura é dada pela presença de antocianina nos vacúolos das células epidérmicas.*



2.10
Os amiloplastos do saco embrionário de soja (Glycine max). *As estruturas arredondadas e claras são os grãos de amido. As estruturas menores e mais densas são gotículas de lipídios.*



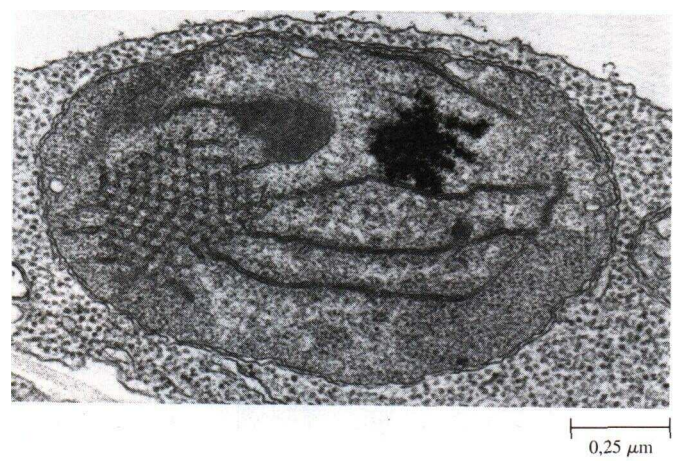
2.11
O ciclo do desenvolvimento de um plastídeo segundo J.M. Whatley. Os estágios 1-3: Eoplastos (eo-,"cedo"), amiloplasto e amebóide podem ser agrupados juntos como os estágios de proplastídeos não-verdes. Estágio 4: O plastídeo pré-granular pode ser ou não verde. Na ausência de luz, este estágio pré-granular pode ser representado por um estioplasto (estágio 4'). Como indicado, os cromoplastos (estágio 1') podem ser formados por diversos tipos de plastídeos.

lhas de plantas crescidas no escuro. Durante a subseqüente diferenciação dos estioplastos em cloroplastos na presença de luz, as membranas das estruturas prolamelares se transformam em tilacóides. Na natureza, os proplastídeos que estão dentro dos embriões das sementes se desenvolvem primeiro em estioplastos; em seguida, quando expostos à luz, os estioplastos se diferenciam em cloroplastos. É notável a facilidade com a qual os diferentes plastídeos podem converter-se nas diferentes formas.

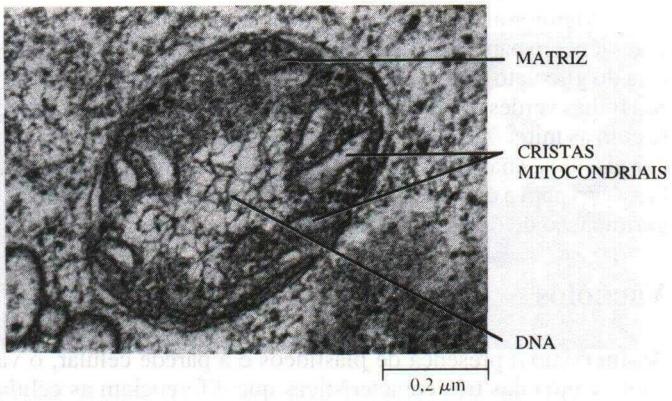
Os plastídeos se multiplicam por fissão, processo de divisão em metades iguais, que é característico em bactérias. Nas células meristemáticas, a divisão dos proplastídeos acompanha basicamente a divisão celular. Entretanto, em células maduras a maioria da população final de plastídeos pode ter sido derivada da divisão dos plastídeos maduros.

Mitocôndria

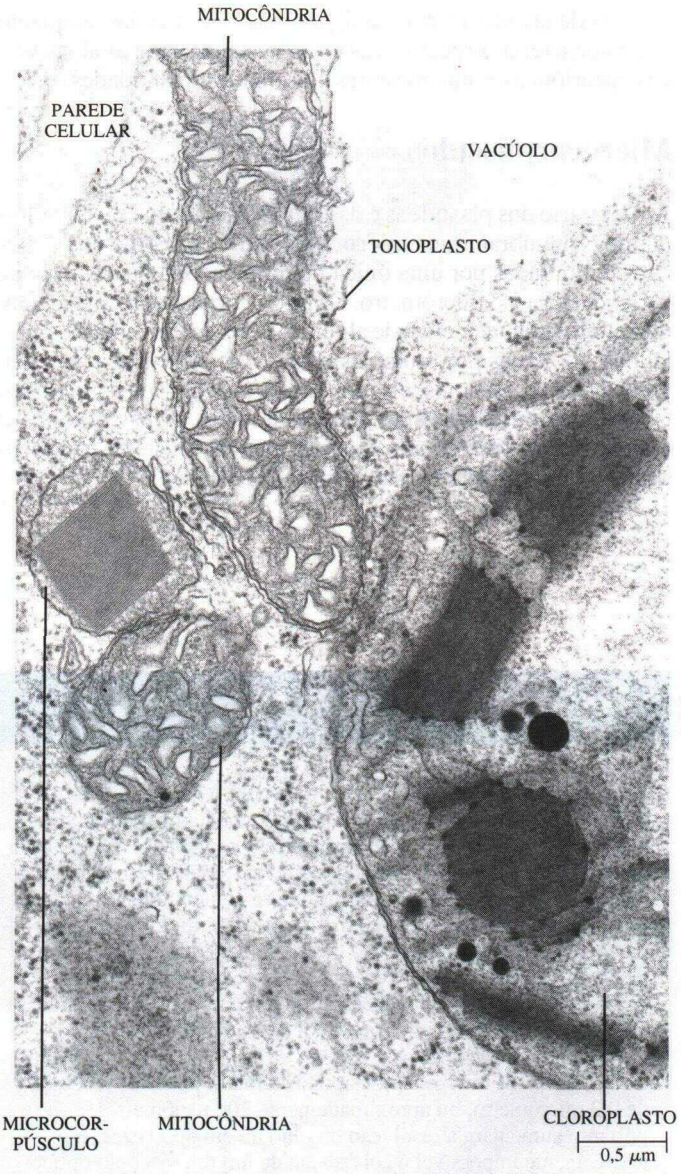
Assim como os plastídeos, as **mitocôndrias** são recobertas por duas membranas (Figs. 2.13 e 2.14). A membrana interna é extensivamente dobrada formando pregas conhecidas como as **cristas mitocondriais,** o que aumenta consideravelmente a superfície disponível para as enzimas e as reações que estão associadas a elas. As mitocôndrias são geralmente menores que os plastídeos, medindo aproximadamente meio micrômetro de diâmetro, e apresentam grande variação na forma e no comprimento. De um modo geral, as mitocôndrias são pouco visíveis ao microscópio óptico, mas podem ser facilmente observadas ao microscópio eletrônico.



2.12
Os estioplastos de uma folha de tabaco (Nicotiana tabacum) *crescida no escuro apresentam uma estrutura prolamelar que é composta de membranas tubulares. Quando expostas à luz, as membranas da estrutura prolamelar se desenvolvem para formar os tilacóides.*



2.13
Corte longitudinal de uma mitocôndria em uma célula de folha de espinafre (Spinacia oleracea) *apresentando alguns feixes de DNA no nucleóide. O envelope mitocondrial consiste em duas membranas independentes. A membrana interna se dobra para dentro para formar as cristas mitocondriais, que estão embebidas em uma matriz densa. Os pequenos e densos grânulos no estroma são os ribossomos.*



2.14
As organelas em uma folha de tabaco (Nicotiana tabacum). *Um microcorpúsculo com uma grande inclusão cristalina e uma única membrana pode ser contrastado com duas mitocôndrias e um plastídeo, cada um envolto em duas membranas. Devido ao plano do corte, a natureza dupla do envelope do plastídeo está aparente apenas na porção inferior desta fotomicrografia. O tonoplasto é a membrana simples que separa o vacúolo (região mais clara no alto à direita) do resto do citoplasma.*

As mitocôndrias são o local da respiração. Este processo envolve a liberação de energia a partir de moléculas orgânicas e sua conversão a moléculas de ATP (adenosina trifosfato), a fonte principal para obtenção imediata de energia em todas as células eucarióticas. (Estes processos são aprofundados no Cap. 6.) A maioria das células vegetais contém centenas ou milhares de mitocôndrias por célula, este número estando associado com as necessidades de ATP desta célula.

Com o auxílio de fotografias seqüenciais com intervalo de tempo, podemos observar que as mitocôndrias estão em movimento contínuo, girando e se deslocando de um lado para o outro dentro da célula; elas também se fundem e se dividem por fissão. As mitocôndrias tendem a se reunir em locais onde a energia é necessária. Nas células onde a membrana plasmática é muito ativa no transporte de materiais para dentro e para fora da célula, elas podem ser facilmente visualizadas ao longo da superfície da membrana. Em algas unicelulares e móveis, as mitocôndrias estão tipicamente associadas junto à base do flagelo, provavelmente por fornecerem energia para o movimento flagelar.

As mitocôndrias, como os plastídeos, são organelas semi-autônomas que contêm os componentes necessários para síntese de algumas de suas próprias proteínas. A membrana interna da mitocôndria envolve uma matriz líquida que é constituída de proteínas, RNA, DNA, ribossomos semelhantes aos de bactéria, além de vários solutos (substâncias dissolvidas). O DNA se apresenta como uma molécula circular em uma ou mais regiões claras denominadas de nucleóides (Fig. 2.13).

A ORIGEM EVOLUTIVA DAS MITOCÔNDRIAS E CLOROPLASTOS

Com base nas semelhanças entre bactérias e mitocôndrias e cloroplastos das células eucarióticas, pode ser que estas organelas tenham se originado a partir de bactérias que encontraram abrigo dentro de grandes células heterotróficas. Estas células maiores foram os antecessores dos eucariontes. As células menores, que continham (e ainda contêm) todos os mecanismos necessários para reter e/ou converter a energia de seus arredores, transferiram esta útil capacidade para as células maiores. As células com estes "assistentes" em respiração e/ou fotossíntese possuíam uma clara vantagem sobre seus contemporâneos e logo se multiplicaram à custa destes últimos. Com exceção de poucos organismos, todos os eucariontes apresentam mitocôndrias, e todos os eucariontes autotróficos também possuem cloroplastos; ambos parecem ter sido adquiridos por meio de eventos simbióticos independentes. (A simbiose é uma associação entre dois ou mais organismos diferentes que pode ou não resultar em benefício para cada um.) As células menores — agora são organelas estabelecidas dentro das células maiores — obtiveram proteção do ambiente externo. Como conseqüência, os eucariontes foram

capazes de invadir a terra e as águas mais acidificadas, enquanto as cianobactérias procarióticas estão ausentes onde as algas verdes eucarióticas estão presentes em grandes quantidades.

Microcorpúsculos

Ao contrário dos plastídeos e das mitocôndrias, que são envoltas por duas membranas, os **microcorpúsculos** são organelas esféricas delimitadas por uma única membrana. Seu diâmetro pode variar de 0,5 a 1,5 micrômetro. Os microcorpúsculos apresentam um interior granular, além de algumas vezes terem inclusões cristalinas formadas por proteínas (Fig. 2.14). Todavia, como não têm DNA e ribossomos, eles importam todas as suas proteí-nas. Os microcorpúsculos estão geralmente associados com um ou mais segmentos do retículo endoplasmático, o sistema tridimensional interno de membranas dentro das células.

Alguns microcorpúsculos são denominados *peroxissomos.* Estes têm um papel importante no metabolismo do ácido glicólico (via do glicolato) que é associado à fotorrespiração (ver Cap. 5); nas folhas verdes os peroxissomos estão associados espacialmente com as mitocôndrias e cloroplastos (Fig. 2.14). Outros microcorpúsculos, chamados de *glioxissomos,* contêm as enzimas necessárias para a conversão das gorduras a carboidratos durante a germinação de diversas sementes.

Vacúolos

Assim como a presença de plastídeos e a parede celular, o vacúolo é uma das três características que diferenciam as células vegetais das células animais. Os vacúolos são regiões dentro da célula, envoltas por uma membrana preenchida com um líquido chamado **suco celular.** Estas organelas estão recobertas pelo

Visualizando o Mundo Microscópico

A maioria das células só pode ser vista com o auxílio de um microscópio. Geralmente, as unidades de medida para descrever as células são micrômetros e nanômetros (ver Quadro 2.2). O olho humano sem ajuda tem um poder de resolução de 1/10 milímetro, ou 100 micrômetros. Isto significa que se alguém olhar para duas linhas que estão separadas por menos de 100 micrômetros, elas parecerão ser uma só linha. Do mesmo modo, dois pontos que distam menos de 100 micrômetros um do outro parecerão um único ponto mal definido. Para que se possam distinguir estruturas que estejam mais próximas que este valor, é necessária a utilização de microscópios.

Os melhores microscópios ópticos têm um poder de resolução de 0,2 micrômetro, ou aproximadamente 200 nanômetros, e portanto aumentam a resolução do olho nu em 500 vezes. É teoricamente impossível a construção de um microscópio óptico capaz de melhor resolução. O fator limitante é o comprimento de onda da luz, que varia de 0,4 micrômetro para a luz violeta até 0,7 micrômetro para a luz vermelha.

É importante notar que o poder de resolução e a ampliação são diferentes; usando o melhor microscópio óptico, se tirarmos uma fotografia de duas linhas que distam menos de 200 nanômetros, é possível aumentá-la indefinidamente, no entanto estas linhas terão pouca definição. A utilização de lentes mais potentes permitirá que se obtenha um maior aumento, o que não implica uma melhor resolução.

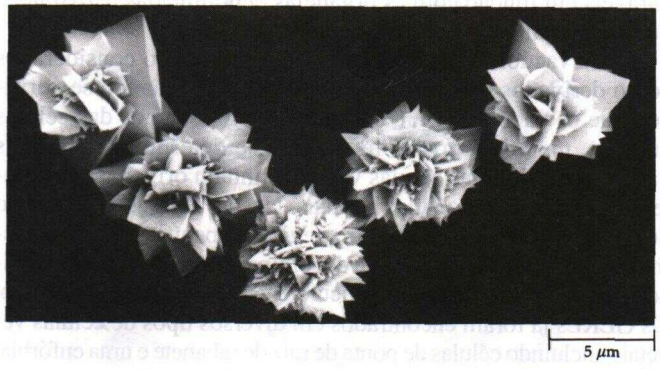
O Microscópio Eletrônico de Transmissão

Com o microscópio eletrônico de transmissão (TEM, *transmission electron microscope*), o limite de resolução imposto pelo microscópio óptico pode ser reduzido, uma vez que os elétrons têm um comprimento de onda muito menor que o da luz visível. Teoricamente, um TEM operando em uma voltagem de aceleração de 100.000 volts deveria ter uma resolução de aproximadamente 0,002 nanômetro. No entanto, de um modo geral com amostras biológicas, a resolução é de 2 nanômetros, o que ainda é 100 vezes melhor que a resolução do microscópio óptico.

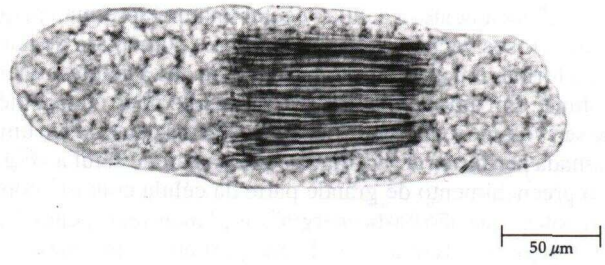
O TEM apresenta desvantagens. Para que se possa criar um feixe de elétrons, o ar deve ser bombeado para fora do microscópio, gerando vácuo. Devido ao fato de que a amostra para ser examinada tenha que ser colocada no vácuo, no caminho do feixe de elétrons, não é possível que a matéria viva seja examinada. A amostra deve portanto ser preservada por fixação e embebida em plástico para que possa ser seccionada por um instrumento cortante especial (ultramicrótomo). Uma vez que os elétrons têm um poder de penetração bastante limitado, o bloco de plástico deve ser finamente cortado (de 50 a 100 nanômetros de espessura). Tais secções são efetivamente tecidos cortados em fatias bidimensionais, que não podem ser transportadas para uma perspectiva tridimensional. Geralmente, também é difícil determinar quais as alterações que possam ter sido produzidas no material durante sua preparação. A eletrofotomicrografia na Fig. 2.2 é uma das diversas eletrofotomicrografias de transmissão encontradas neste livro.

O Microscópio Eletrônico de Varredura

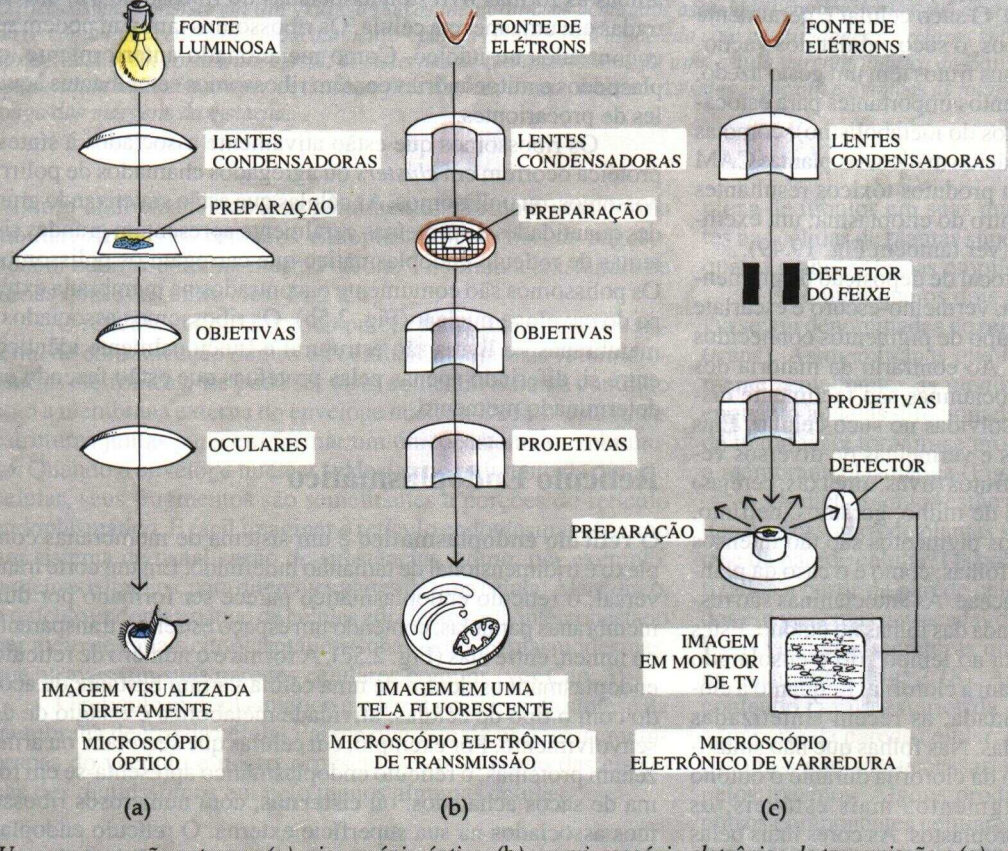
Apesar de a resolução do microscópio eletrônico de varredura (SEM, *scanning electron microscope*) ser de apenas 10 nanômetros, este instrumento é uma ferramenta bastante importante para os biologistas. Ao contrário do TEM, que utiliza elétrons que atravessam as amostras para formar uma imagem, o SEM usa os elétrons que se dispersam ou são emitidos a partir da superfície da amostra. O feixe de elétrons é localizado dentro de uma pequena sonda que passa rapidamente para frente e para trás sobre a amostra; o rastreamento completo de cima abaixo geralmente leva apenas alguns segundos. As diferenças na superfície da amostra afetam o padrão com o qual os elétrons são dispersos a partir deste; buracos ou fissuras aparecem escuros, as protuberâncias e saliências aparecem claras, dando uma imagem tridimensional. Somente as estruturas de superfície podem ser examinadas com o SEM; conseqüentemente, este é utilizado para estudar células inteiras, tecidos e superfícies de diversas estruturas. A Fig. 2.15 foi preparada por um microscópio eletrônico de varredura, assim como outras neste livro.



2.15
Drusas são agregados de cristais formados por oxalato de cálcio; estes podem ser vistos aqui através de um microscópio eletrônico de varredura em células epidérmicas de cotilédone de Cercis canadensis.



2.16
Um feixe de ráfides — estruturas em forma de agulhas de oxalato de cálcio — dentro do vacúolo de uma folha de Sansevieria. *O tonoplasto não pode ser discriminado nesta fotomicrografia. As substâncias granulares ao redor dos cristais são o citoplasma.*



Uma comparação entre um (a) microscópio óptico, (b) um microscópio eletrônico de transmissão e (c) um microscópio eletrônico de varredura. O microscópio óptico está apresentado invertido para enfatizar as semelhanças com os microscópios eletrônicos. As lentes responsáveis pela focalização no microscópio óptico são de vidro ou quartzo; aquelas nos microscópios eletrônicos são bobinas eletromagnéticas. Nos microscópios óptico e eletrônico de transmissão o feixe luminoso passa através da amostra; em um microscópio eletrônico de varredura, ele é defletido a partir da superfície.

tonoplasto, ou membrana vacuolar (Figs. 2.6 e 2.14). Os vacúolos podem ser encontrados com diferentes formas e funções distintas dentro de uma única célula madura.

Tipicamente, a célula vegetal imatura apresenta pequenos e numerosos vacúolos, que se fundem e aumentam de tamanho para formar um único vacúolo à medida que a célula aumenta de volume. Em uma célula madura, o vacúolo pode ocupar até 90% de seu volume total, sendo que o citoplasma consiste em uma fina camada periférica comprimida contra a parede celular (Fig. 2.4). No preenchimento de grande parte da célula com um conteúdo vacuolar "que não gasta energia", as plantas não apenas "economizam gastos" (em termos de energia) no citoplasma consumidor de nitrogênio, como também adquirem uma grande superfície entre esta fina camada de citoplasma e o ambiente celular externo. Grande parte do aumento de tamanho da célula advém do aumento dos vacúolos. Uma conseqüência direta desta estratégia é o aparecimento da pressão de turgor e a manutenção da rigidez dos tecidos, um dos principais papéis do vacúolo e tonoplasto (ver Cap. 4).

O principal constituinte do suco celular é a água, juntamente com outros componentes que variam de acordo com o tipo de planta e seu estado fisiológico. Os vacúolos contêm basicamente sais e açúcares, além de algumas proteínas dissolvidas. Algumas vezes a concentração de um determinado composto no vacúolo é tão elevada que permite a formação de cristais. Os cristais de oxalato de cálcio são bastante comuns e podem assumir diversas formas (Figs. 2.15 e 2.16). O suco celular é geralmente um pouco ácido. Nos frutos cítricos, o suco celular dos vacúolos é muito acidificado e por isso seus frutos têm um gosto azedo.

Os vacúolos são compartimentos importantes para estocagem de vários metabólitos (produtos do metabolismo), como as reservas protéicas das sementes e o ácido málico nas plantas CAM (ver Cap. 5). Eles também retiram produtos tóxicos resultantes do metabolismo secundário de dentro do citoplasma; um exemplo seria a nicotina, um alcalóide (ver também Fig. 19.49).

O vacúolo é geralmente um local de deposição de pigmentos. As cores azul, violeta, púrpura, vermelho-escuro e escarlate são geralmente atribuídas a um grupo de pigmentos conhecidos como antocianinas (ver Cap. 19). Ao contrário da maioria dos outros pigmentos vegetais, as antocianinas são facilmente dissolvidas na água, e elas estão dissolvidas no suco celular. Elas são responsáveis pelas cores azuis e vermelhas de diversos vegetais (rabanetes, nabos, couves), frutos (uvas, ameixas, cerejas) e uma infinidade de flores (flores de milho, gerânios, delfínio, rosas e peônias). Algumas vezes os pigmentos são tão intensos que eles mascaram a clorofila nas folhas, como é o caso da planta ornamental da família das Aceraceae. As antocianinas são responsáveis pela coloração avermelhada das folhas no outono. Estes pigmentos se formam em resposta ao tempo frio e ensolarado quando as folhas não mais sintetizam a clorofila. Enquanto a clorofila que está presente é degradada, as recém-sintetizadas antocianinas podem ser visualizadas. Nas folhas que não sintetizam as antocianinas, a degradação da clorofila durante o outono permitirá a visualização de pigmentos mais estáveis, os carotenóides, já presentes nos cloroplastos. As cores mais belas de outono aparecem em anos em que o tempo claro e frio prevalece durante o outono.

Os vacúolos também estão associados à degradação de macromoléculas e reciclagem de seus componentes dentro da célula. Organelas celulares inteiras, como as mitocôndrias e plastídeos, podem ser depositadas e degradadas dentro dos vacúolos. Devido a esta atividade digestiva, os vacúolos são comparáveis em função com as organelas denominadas *lisossomos,* que aparecem em células animais.

Os vacúolos foram durante bastante tempo considerados como derivados do retículo endoplasmático. Quando se verificou que os vacúolos eram análogos aos lisossomos das células animais, tentativas foram feitas para se determinar se alguns vacúolos de algumas células vegetais tinham origem semelhante ao lisossomo das células animais. Nestas últimas, a formação do lisossomo está associada com regiões específicas do citoplasma chamadas de "GERL", esta denominação é derivada da associação do complexo de Golgi, retículo endoplasmático e lisossomo. Os GERLs já foram encontrados em diversos tipos de células vegetais, incluindo células de ponta de raiz de rabanete e uma eufórbia, além de células cotiledonares de uma Fabaceae. O complexo de Golgi é apresentado no Cap. 2.

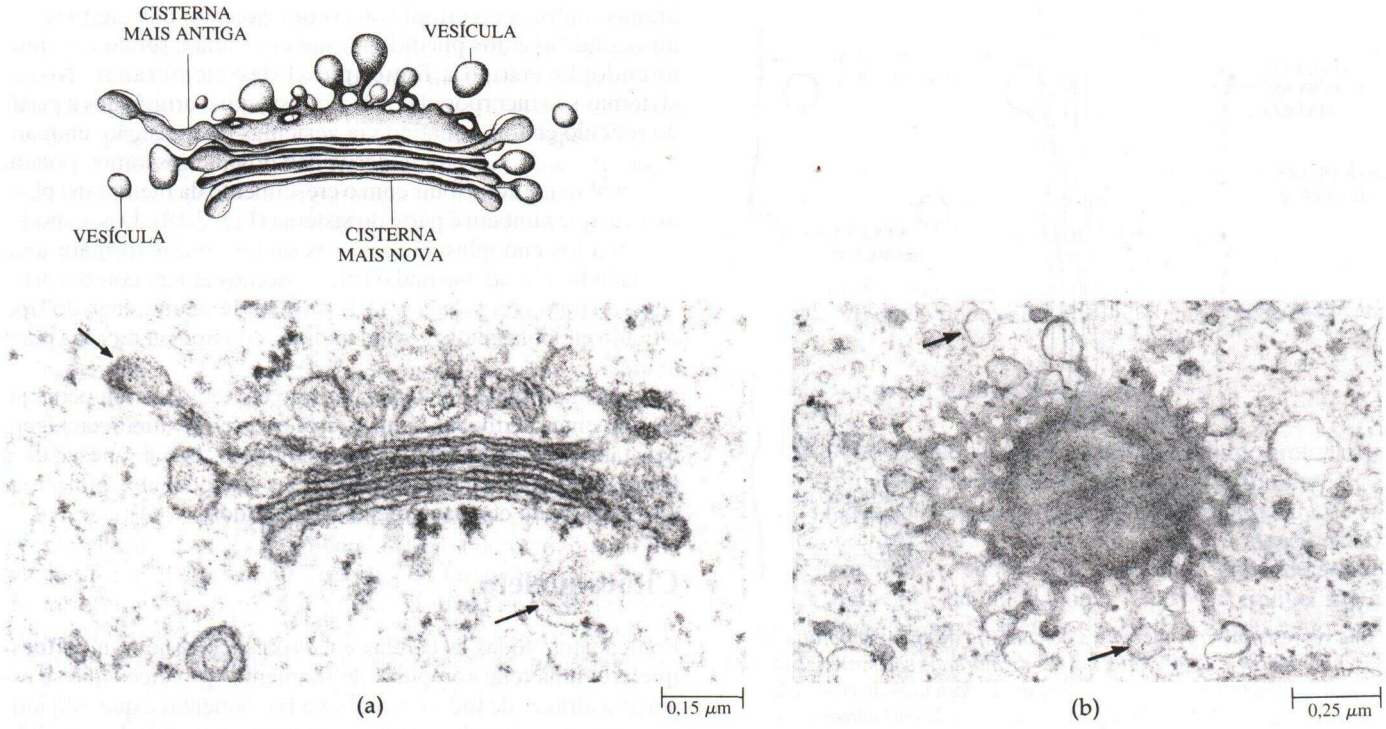
Ribossomos

Os **ribossomos** são pequenas partículas cujo diâmetro é de aproximadamente 17 a 23 nanômetros, constituídos de igual quantidade de proteínas e RNA (ver Cap. 8). Eles são o local no qual os aminoácidos são ligados uns aos outros para formar as proteínas. Além disso, também são abundantes no citoplasma de células metabolicamente ativas. Os ribossomos podem estar "soltos" no citoplasma ou associados ao retículo endoplasmático; ambas as formas livres ou associadas do ribossomo são encontradas em uma mesma célula. Os ribossomos também podem ser encontrados no núcleo. Como mencionado anteriormente, os plastídeos e mitocôndrias contêm ribossomos semelhantes àqueles de procariontes.

Os ribossomos que estão ativamente associados à síntese protéica ocorrem em *clusters* ou agregados chamados de polirribossomos, ou **polissomos.** As células que estão sintetizando grandes quantidades de proteínas geralmente apresentam grandes sistemas de retículo endoplasmático que carregam os polissomos. Os polissomos são comumente encontrados na membrana externa do envelope nuclear (Fig. 2.5b). Os ribossomos associados a membranas ou livres são estrutural e funcionalmente idênticos entre si, diferindo apenas pelas proteínas que estão fazendo em determinado momento.

Retículo Endoplasmático

O **retículo endoplasmático** é um sistema de membranas complexo e tridimensional de tamanho indefinido. Em um corte transversal, o retículo endoplasmático parece ser formado por duas membranas paralelas, contendo um espaço estreito e transparente, ou lúmen, entre elas (Fig. 2.5c). A forma e o número de retículos endoplasmáticos dentro de uma célula variam bastante de acordo com o tipo de células, atividade metabólica e estágio de desenvolvimento. Por exemplo, em células que secretam ou armazenam proteínas, o retículo endoplasmático apresenta-se em forma de sacos achatados, ou **cisternas**, com numerosos ribossomos associados na sua superfície externa. O retículo endoplasmático que apresenta ribossomos em sua superfície é chamado de *retículo endoplasmático rugoso* (Fig. 2.5c). Os ribossomos estão agrupados em polissomos, e o retículo endoplasmático rugoso é o maior sítio de síntese protéica. Ao contrário, as células que secretam lipídios têm um grande sistema de túbulos que não apresentam ribossomos. O retículo endoplasmático que não tem ribossomos é denominado de *retículo endoplasmático liso.* O



2.17
O dictiossomo consiste em um grupo de sacos membranosos achatados associados com vesículas que aparentemente brotam destes sacos. Ele serve como um "centro de empacotamento" para a célula e está associado com as atividades secretoras em células eucarióticas. Em (a) *são apresentadas, em corte transversal, as cisternas de um dictiossomo de uma célula parenquimática de* Equisetum hyemale, *enquanto em* (b) *é apresentada uma vista superior da superfície de uma única cisterna. As setas indicam, em ambas as fotomicrografias, as vesículas secretoras ao longo das margens da cisterna.*

retículo endoplasmático liso geralmente apresenta uma forma tubular. Ambos os retículos endoplasmáticos, liso ou rugoso, podem ocorrer em uma mesma célula; é comum a existência de várias conexões entre eles (Fig. 2.6).

O retículo endoplasmático parece funcionar como um sistema de comunicação dentro da célula. Em algumas fotomicrografias eletrônicas, ele pode ser visto como um sistema contínuo com a membrana externa do envelope nuclear. De fato, estas duas estruturas juntas parecem formar um único sistema membranoso. Quando o envelope nuclear se desfaz no momento da divisão celular, seus fragmentos são semelhantes a porções do retículo endoplasmático. É fácil imaginar o retículo endoplasmático como um sistema de canalização de substâncias, como, por exemplo, proteínas e lipídios, para diferentes partes de uma célula. Além disso, o retículo endoplasmático de células adjacentes está interconectado por meio de canais citoplasmáticos, chamados de plasmodesmas, que atravessam suas paredes celulares comuns (ver Cap. 3).

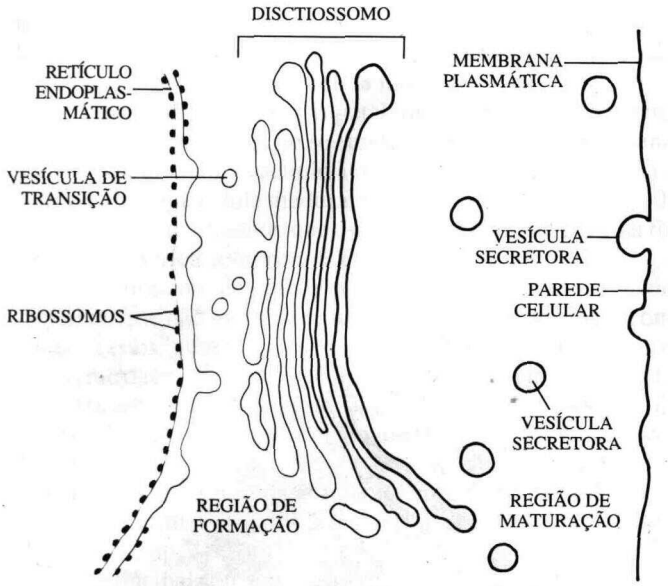
O retículo endoplasmático é o local principal da síntese da membrana dentro da célula. Parece que este dá origem às membranas do vacúolo e microcorpúsculos, assim como das cisternas dos dictiossomos em pelo menos algumas células.

O Complexo de Golgi

O termo **complexo de Golgi** faz referência ao conjunto de todos os **dictiossomos,** ou *corpúsculos de Golgi*, de uma célula. Os dictiossomos são grupos de sacos achatados em forma de discos, ou cisternas, que são geralmente ramificados em uma série complexa de túbulos em suas margens (Fig. 2.17). Aqueles presentes nas células de plantas superiores apresentam-se em geral com quatro a oito cisternas empilhadas juntas.

É comum que os dois pólos ou superfícies opostas da pilha sejam denominados de regiões formadora (cis) e de maturação (trans). As membranas que formam as cisternas são estruturalmente semelhantes às membranas do retículo endoplasmático, enquanto aquelas direcionadas ao pólo oposto, ou seja, à região de maturação, tornam-se progressivamente mais parecidas com a membrana plasmática (Fig. 2.18).

Os dictiossomos estão envolvidos na secreção, e a maioria dos dictiossomos de plantas superiores está associada com a síntese da parede celular. Os polissacarídeos não-celulósicos sintetizados a partir da parede celular pelos dictiossomos são coletados em vesículas destacadas das cisternas na região de maturação. Estas vesículas secretoras migram e se fundem com a membrana plasmática (Fig. 2.18). As vesículas descarregam então seu conteúdo para o exterior da célula, e os polissacarídeos se tornam parte da parede celular. Os produtos secretados pelos dictiossomos não são necessariamente sintetizados integralmente pelos mesmos. Alguns produtos são sintetizados em parte por outros componentes celulares, como o retículo endoplasmático, para serem em seguida transferidos para o dictiossomo, onde serão modificados antes da secreção. As glicoproteínas (compostos formados por proteínas e carboidratos) são um bom exemplo, pois são constituintes importantes da parede celular. A porção protéica é sintetizada nos polissomos do retículo endoplasmático rugoso, e a porção de carboidrato é sintetizada no dictiossomo, onde a glicoproteína é então finalmente associada.



2.18
Uma representação esquemática do conceito de endomembrana. Este desenho ilustra a idéia de que novas membranas são sintetizadas no retículo endoplasmático rugoso. Pequenas vesículas de transição se destacam da porção lisa da superfície do retículo endoplasmático e levam a membrana e substâncias retidas no interior das vesículas para a região de formação do dictiossomo. As vesículas secretoras derivadas das cisternas na região de maturação do dictiossomo migram para a membrana plasmática e se fundem com ela, contribuindo com uma nova membrana para a membrana plasmática e descarregando seu conteúdo na região da parede celular.

O CONCEITO DE ENDOMEMBRANA

As membranas são estruturas dinâmicas e móveis que continuamente mudam sua forma e superfície. Um exemplo de mobilidade das membranas celulares pode ser fornecido pelo conceito de **sistema de endomembranas.** Segundo este conceito, as membranas internas do citoplasma (com exceção das membranas mitocondrial e dos plastídeos) são contínuas, sendo o retículo endoplasmático a fonte inicial das membranas. Novas cisternas são incorporadas aos dictiossomos, originadas a partir do retículo endoplasmático via vesículas de transição, enquanto as vesículas secretoras derivadas dos dictiossomos podem eventualmente contribuir com o crescimento da membrana plasmática, que também é parte do sistema (Fig. 2.18). Desse modo, os retículos endoplasmáticos e os dictiossomos formam uma unidade funcional, na qual os dictiossomos atuam como o principal responsável para a transformação de membranas do tipo retículo endoplasmático em membranas do tipo membrana plasmática.

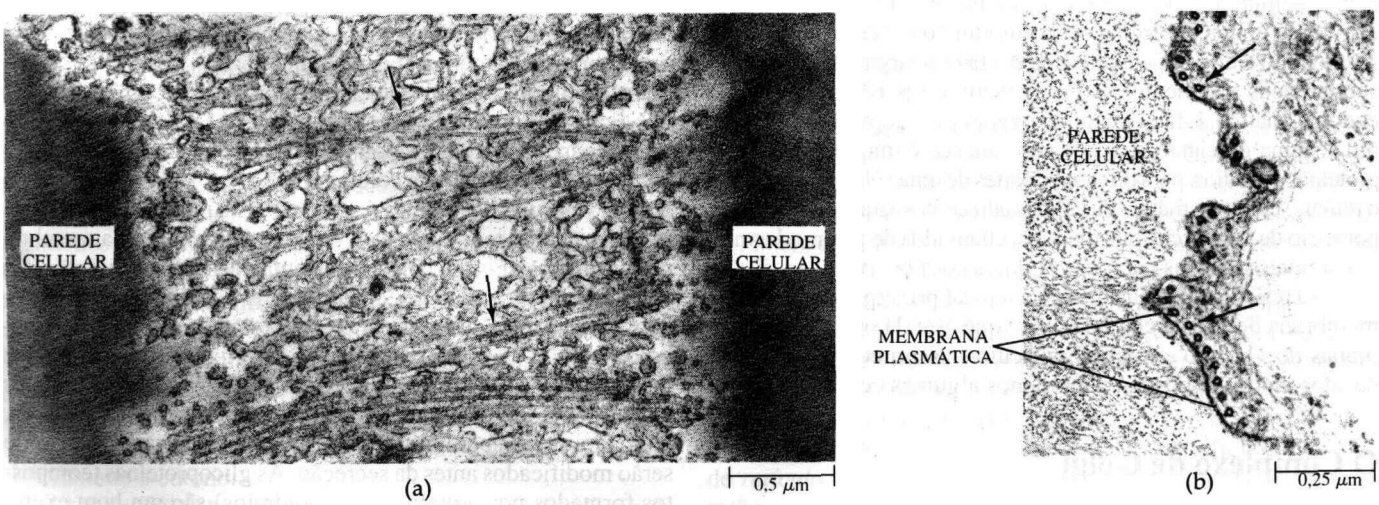
É importante notar que, mesmo em tecidos com pequeno crescimento ou divisão celular, está ocorrendo uma reciclagem constante dos componentes da membrana. Isto é, apesar de a membrana estar sempre presente, seus componentes moleculares estão sendo constantemente substituídos.

Citoesqueleto

Praticamente todas as células eucarióticas possuem um **citoesqueleto**, uma rede complexa de filamentos protéicos que se estendem através de toda a substância fundamental e que está intimamente relacionada a diversos processos, incluindo a divisão celular, crescimento e diferenciação, e o movimento das organelas de um lado para o outro dentro da célula. O citoesqueleto das células vegetais é constituído por dois tipos de filamentos protéicos: os microtúbulos e os filamentos de actina.

MICROTÚBULOS

Os **microtúbulos** são estruturas cilíndricas, delgadas e longas com um diâmetro aproximado de 24 nanômetros e diversos comprimentos. Cada microtúbulo é formado por subunidades de uma proteína chamada de tubulina. Estas subunidades estão organizadas em hélice para formar 13 fileiras, ou "profilamentos", ao redor de um interior vazio (ver Fig. 3.19). Todos os profilamentos



2.19
Os microtúbulos (indicados por setas) de folhas de Botrychium virginianum *(uma pteridófita) são visualizados em* (a) *corte longitudinal e em* (b) *corte transversal. Em* (a) *observa-se uma pequena secção mais ou menos paralela e justaposta à parede celular e à membrana plasmática. Em* (b) *verifica-se que os microtúbulos estão separados da parede celular pela membrana plasmática.*

estão alinhados em paralelo com a mesma polaridade; sendo assim, os microtúbulos são estruturas polares, para os quais podemos designar um lado positivo e outro negativo. Os microtúbulos são estruturas dinâmicas que são submetidas a uma seqüência de degradação e reconstituição em momentos específicos do ciclo celular (ver Fig. 2.40). Sua associação ocorre em locais específicos, os centros de organização de microtúbulos, que nas células vegetais são caracterizados por uma estrutura pouco definida e amorfa.

Os microtúbulos têm diversas funções. Em células que estão crescendo e se diferenciando, os microtúbulos que estão próximos da membrana plasmática estão envolvidos no crescimento ordenado da parede celular, principalmente através do controle do alinhamento das microfibrilas de celulose que são incorporadas à parede celular pelo citoplasma (Fig. 2.19). A direção da expansão celular é por sua vez determinada pela orientação das microfibrilas na parede. Os microtúbulos atuam no direcionamento das vesículas dos dictiossomos para a parede em desenvolvimento. Eles compõem as fibras do fuso, que se formam em uma célula em divisão, e têm também um papel importante no movimento do cromossomo e na formação da placa equatorial (separação inicial entre células que se dividem). Além disso, os microtúbulos são componentes importantes dos flagelos e cílios e estão associados no movimento destas estruturas.

FILAMENTOS DE ACTINA

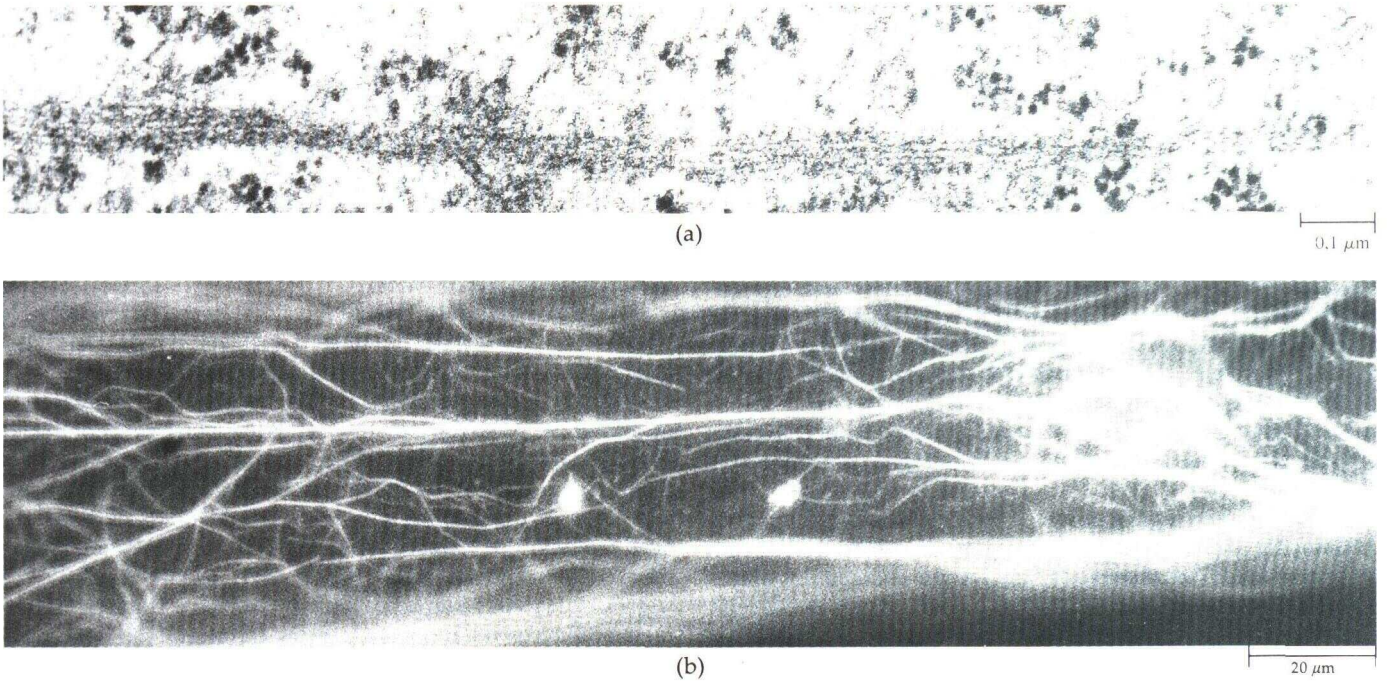
Os **filamentos de actina**, também chamados de microfilamentos e actina filamentosa (actina F), como os microtúbulos, são estruturas polares com extremidades de cargas positivas e negativas distintas. Eles são constituídos de uma proteína contrátil denominada de *actina*, que é semelhante à actina do músculo. Ela ocorre como longos filamentos de 5 a 7 nanômetros de largura. Além de filamentos simples, feixes formados por filamentos de actina foram observados em diversas células vegetais (Fig. 2.20).

Diversos papéis foram atribuídos aos filamentos de actina, entre eles a deposição da parede celular, o crescimento da ponta do tubo polínico, a migração nuclear após a divisão celular, e a corrente citoplasmática. Eles estão associados aos microtúbulos e, como estes, estão organizados em feixes independentes cuja distribuição pode ser alterada durante o ciclo celular.

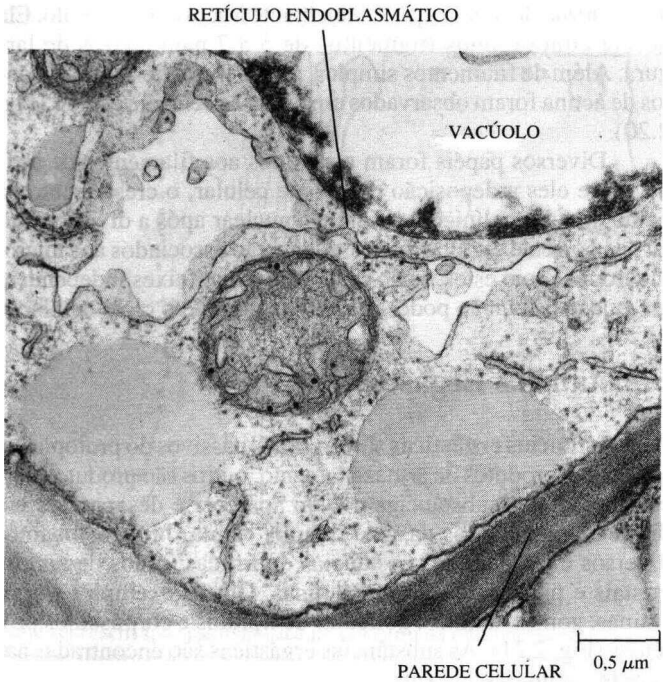
Substâncias Ergásticas

As **substâncias ergásticas** são produtos passivos do protoplasto; alguns são produtos de armazenamento, outros são produtos descartados. Estas substâncias podem aparecer e desaparecer em diferentes momentos da vida de uma célula. Já mencionamos diversos exemplos de substâncias ergásticas: grãos de amido, cristais e pigmentos de antocianinas. Outros exemplos são as resinas, gomas, taninos, gotículas de lipídios e corpúsculos protéicos (Fig. 2.21). As substâncias ergásticas são encontradas nas paredes celulares, na substância fundamental e nas organelas, incluindo os vacúolos.

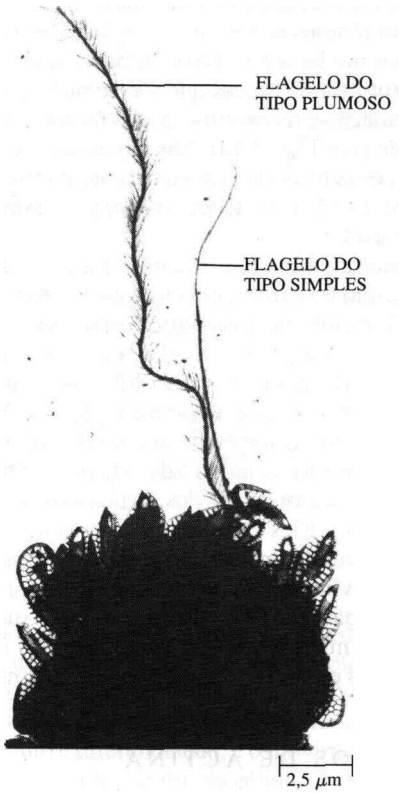
Os produtos de armazenamento, como o amido e os açúcares, são *metabólitos primários*, ou seja, sustâncias que têm um papel primário no metabolismo celular. Outras substâncias ergásticas, como os taninos, são *metabólitos secundários* (produtos secundários), que não têm um papel aparente no metabolismo primário de um vegetal (ver também a Co-evolução Bioquímica, no Cap. 14).



2.20
(a) *Fotomicrografia eletrônica de um feixe de filamentos de actina de uma folha de milho* (Zea mays). (b) *Fotomicrografia de fluorescência de diversos filamentos de actina em um tricoma caulinar de tomate* (Lycopersicon esculentum).



2.21
Componentes citoplasmáticos dentro de uma célula parenquimática de um caule espessado ou cormo de Isoetes muricata. *Duas gotículas de lipídios são visíveis embaixo à direita e à esquerda de uma mitocôndria (próximo ao centro desta fotomicrografia). O material denso que acompanha os limites do vacúolo é tanino. Tanto o tanino quanto as gotículas de lipídios são substâncias ergásticas. Acima e dos dois lados da mitocôndria, uma cisterna do retículo endoplasmático está distendida. Acredita-se que alguns vacúolos aparecem a partir do retículo endoplasmático dessa forma.*



2.22
Dois tipos de flagelos estão representados nesta única célula do organismo colonizante Synura petersenii, *uma alga dourada. Este organismo tem um longo flagelo do tipo plumoso (à esquerda) e um flagelo do tipo simples um pouco menor (à direita).*

Flagelos e Cílios

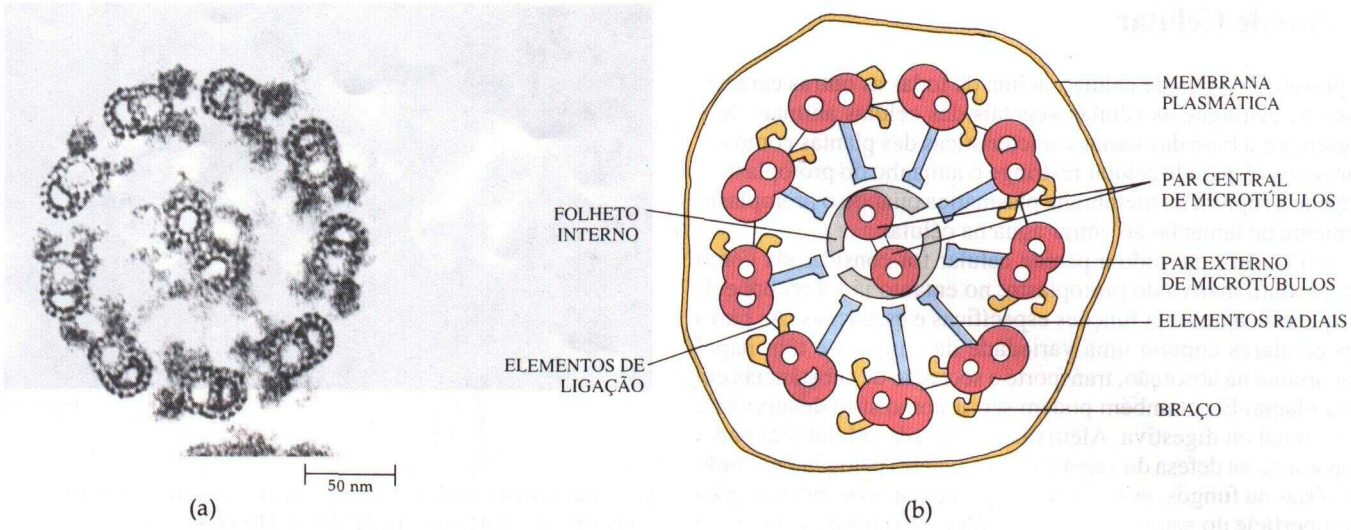
Os **flagelos** e **cílios** são estruturas semelhantes a um fio de cabelo que se estendem a partir da superfície de diferentes tipos de células eucarióticas. Eles são relativamente finos e constantes em diâmetro (aproximadamente 0,2 micrômetro), no entanto seus comprimentos variam bastante, estando entre 2 e 150 micrômetros. Por convenção, aqueles que são mais longos e onde estão presentes apenas um ou um pequeno número são geralmente referidos como flagelos, enquanto os mais curtos ou que ocorrem em grande número são chamados de cílios. Como não há uma diferenciação precisa entre estes dois tipos de estruturas, utilizaremos o termo *flagelo* referindo-se a ambos.

Em algumas algas e protistas, os flagelos são estruturas de locomoção, que permitem que o organismo tenha movimento próprio na água. Nas plantas, os flagelos são encontrados unicamente em células sexuais (gametas) e ainda assim só naquelas que têm gametas móveis, incluindo musgos, antóceros, pteridófitas, cicadáceas e *Ginkgo biloba.* Alguns flagelos são denominados de flagelos do tipo plumoso; estes possuem uma a duas fileiras de diminutos apêndices laterais, enquanto outros flagelos, chamados de flagelos do tipo simples, não possuem tais estruturas (Fig. 2.22).

Uma das descobertas mais intrigantes feitas com o microscópio eletrônico é a estrutura interna do flagelo. Cada flagelo tem uma organização precisa em seu interior (Fig. 2.23). Um anel externo com nove pares de microtúbulos circunda dois microtúbulos adicionais no centro do próprio flagelo. Este padrão de organização básico 9 mais 2 é encontrado em todos os flagelos dos organismos eucariontes.

O movimento do flagelo é originado em seu interior; os flagelos são capazes de movimento após terem sido destacados das células. O movimento é produzido por um mecanismo de deslizamento entre os microtúbulos, no qual os pares externos de microtúbulos se movem um passando o outro sem contração. À medida que os pares deslizam um passando o outro, seu movimento causa uma dobra localizada do flagelo. O deslizamento dos pares de microtúbulos é resultante de ciclos de ligação e desligamento dos "braços" que contêm enzimas que unem os pares vizinhos no anel mais externo (Fig. 2.23).

Os flagelos se desenvolvem a partir de estruturas em forma de cilindros no citoplasma. Estas estruturas são denominadas *corpúsculos basais,* que em seguida formam a região da base do flagelo. Os corpúsculos basais têm uma estrutura interna que se assemelha à estrutura dos próprios flagelos, exceto que os túbulos externos na base do corpúsculo aparecem em tripletes ao invés de pares e os dois túbulos centrais estão ausentes.

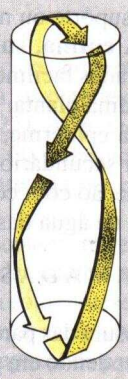


2.23
(a) *Secção transversal de um flagelo da alga verde unicelular* Chlamydomonas, *apresentando a organização típica 9 mais 2 dos microtúbulos encontrados nos flagelos de quase todas as células eucarióticas.* (b) *Diagrama de um flagelo em corte transversal. Os "braços", os elementos radiais e os elementos de ligação são formados por diferentes tipos de proteínas.*

O Papel da Actina e da Miosina na Corrente Citoplasmática em Células de Algas Gigantes

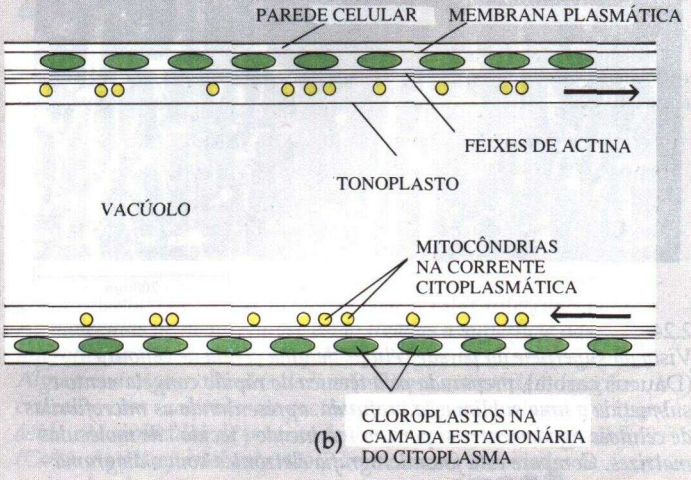
Grande parte do conhecimento sobre o mecanismo da corrente citoplasmática advém de estudos das células gigantes internodais de algas verdes como *Chara* e *Nitella* (ver Cap. 14). Nestas células, que medem de 2 a 5 centímetros de comprimento, a camada de citoplasma que contém os cloroplastos margeia a parede celular e é estática. Feixes de filamentos de actina estão organizados em espiral e se estendem por vários centímetros ao longo da célula, formando assim "caminhos" distintos que estão firmemente ligados aos cloroplastos estacionários. A camada de citoplasma que se move ocorre entre os feixes de filamentos de actina e o tonoplasto, e neste encontramos o núcleo, a mitocôndria e outros componentes citoplasmáticos.

A força necessária para originar a corrente citoplasmática é derivada da interação entre a actina e a **miosina,** uma molécula protéica que possui uma extremidade com ATPase que é ativada pela actina. Esta enzima ATPase quebra (hidrolisa) a molécula de ATP e libera energia (ver Cap. 5). Aparentemente, na corrente citoplasmática as organelas estão indiretamente ligadas a filamentos de actina por moléculas de miosina, que usa a energia liberada pela hidrólise do ATP para "caminhar" sobre os filamentos de actina, levando as organelas com eles. A corrente sempre ocorre da extremidade positiva para a negativa dos filamentos de actina, sendo que todas têm a mesma orientação dentro de um feixe.



(a) *O caminho seguido pela corrente citoplasmática dentro de uma célula algal.* (b) *Corte longitudinal dentro da parte de uma célula, mostrando a organização do citoplasma numa camada estacionária e numa camada onde ocorre a corrente. As proporções foram distorcidas em ambos os diagramas para melhor clareza.*

(a)



(b)

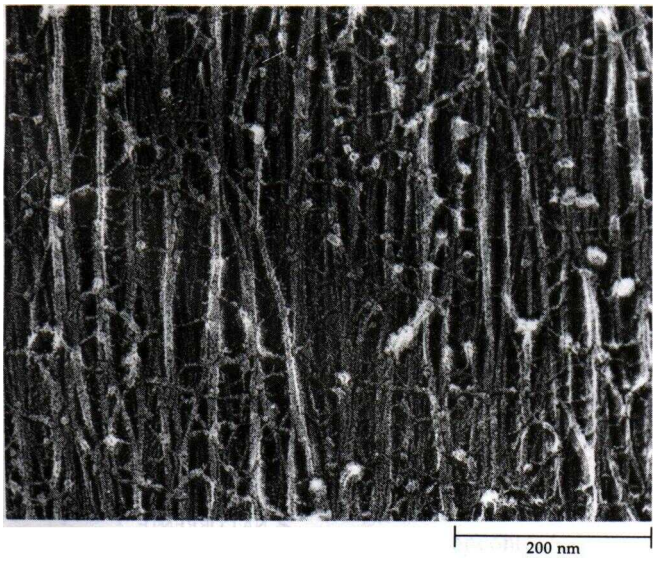
A Parede Celular

A presença da parede celular, acima de todas as outras características, distingue as células vegetais das células animais. Sua presença é a base das várias características das plantas como organismos. A parede celular restringe o tamanho do protoplasto e impede a ruptura da membrana plasmática quando o protoplasto aumenta de tamanho ao entrar água na célula.

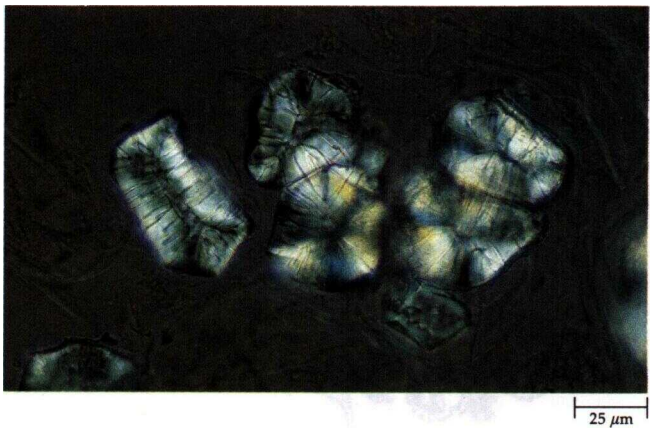
Por certo período a parede celular foi considerada como um produto inativo do protoplasto; no entanto já foi reconhecido que esta apresenta funções específicas e essenciais. As paredes celulares contêm uma variedade de enzimas e têm papel importante na absorção, transporte e secreção de substâncias em uma planta. Elas também podem servir como sítio de atividade lisossomal ou digestiva. Além disso, a parede celular tem papel importante na defesa do vegetal contra agentes patogênicos como bactérias ou fungos, ao receberem e processarem as informações da superfície do patógeno e ao transmitir estas informações para a membrana plasmática da célula hospedeira. Através de processos induzidos por genes, a célula hospedeira se torna resistente ao ataque devido à produção de *fitoalexinas* (ver Cap. 29) — antibióticos tóxicos para o patógeno — ou pela síntese e deposição de substâncias como a lignina, que funcionam como barreira para a invasão. Alguns polissacarídeos da parede celular, chamados de "oligossacarinas", podem agir como hormônios, regulando o crescimento e desenvolvimento da planta.

COMPONENTES DA PAREDE CELULAR

A **celulose** é o componente mais característico da parede celular e que determina em grande parte sua arquitetura. A celulose é formada por repetições de moléculas de glicose ligadas umas às outras por suas extremidades (ver Cap. 3). Estas moléculas longas e delgadas de celulose estão associadas em **microfibrilas** de aproximadamente 10 a 25 nanômetros de espessura (Fig. 2.24). A celulose tem propriedades cristalinas (Fig. 2.25) devido à disposição ordenada das moléculas de celulose em determinadas regiões, as *micelas*, das microfibrilas (Fig. 2.26). As microfibrilas se enrolam para formar finas correntes. Estas, por sua vez, também podem enrolar-se como fios dentro de um cabo. Cada "cabo", ou **macrofibrila,** mede aproximadamente 0,5 micrômetro de largura e pode atingir 4 micrômetros de comprimento. As moléculas de celulose enroladas deste modo podem ter uma força superior a um cabo de aço de espessura equivalente.



2.24
Vista da superfície da parede celular de uma célula de cenoura (Daucus carota), *preparada pela técnica de rápido congelamento e submetida a uma sublimação profunda, apresentando as microfibrilas de celulose ligadas entre si por um intrincado "tecido" de moléculas matrizes. Compare esta fotomicrografia eletrônica com o diagrama esquemático na Fig. 2.27.*



2.25
As células pétreas (esclereídes) em uma pêra (Pyrus communis) *vistas sob luz polarizada. Agregados de tais células são os responsáveis pela textura farinácea deste fruto. Os esclereídes apresentam uma parede secundária bastante espessa atravessada por numerosas pontoações, que são observadas como linhas nas paredes. As paredes brilham na luz polarizada devido às propriedades de seu principal componente, a celulose.*

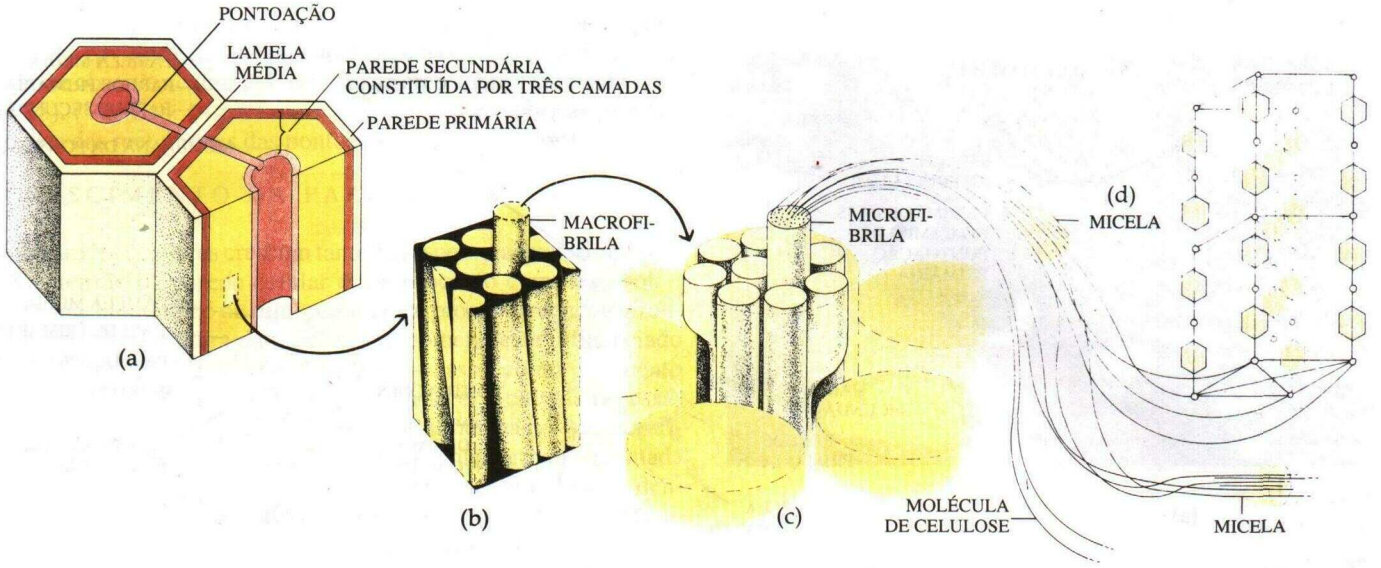
A teia de celulose da parede celular está permeada por uma *matriz* de moléculas não-celulósicas. Algumas destas moléculas são polissacarídeos chamados de *hemicelulose,* as outras são *substâncias pécticas,* que são bastante próximas quimicamente das hemiceluloses (Fig. 2.27).

Outro constituinte importante das paredes de vários tipos de células é a **lignina,** que, fora a celulose, é o polímero mais abundante encontrado nas plantas. Do ponto de vista físico, a lignina é rígida e serve para adicionar resistência à parede; é geralmente encontrada nas paredes de células que têm uma função de suporte ou mecânica.

A **cutina, suberina** e **ceras** são substâncias "adiposas" encontradas facilmente nas paredes dos tecidos protetores externos de uma planta. A cutina, por exemplo, é encontrada nas paredes da epiderme, a suberina é encontrada naquelas de tecido protetor secundário, o súber. Ambas as substâncias ocorrem em combinação com ceras e funcionam em grande parte reduzindo a perda de água das plantas (ver Cap. 3).

AS CAMADAS DA PAREDE CELULAR

A espessura das paredes celulares dos vegetais varia enormemente, dependendo em parte do papel que as células têm na estrutura da planta e em parte da idade de cada célula individualmente. As camadas celulósicas formadas inicialmente constituem a **parede primária**. A região de união das paredes primárias de células adjacentes é denominada de **lamela média** (também conhecida



2.26
Estrutura detalhada de uma parede celular. (a) *Porção da parede celular apresentando a lamela média, a parede primária e três camadas de parede secundária. A celulose, principal componente da parede celular, está organizada em um sistema de fibrilas de diferentes tamanhos.* (b) *As fibrilas maiores, as macrofibrilas, podem ser vistas em um microscópio óptico.* (c) *Com o auxílio de um microscópio eletrônico, podemos observar que as macrofibrilas são formadas por microfibrilas de 10 nanômetros de largura.* (d) *Parte das microfibrilas, as micelas, são organizadas de modo ordenado e são responsáveis pelas propriedades cristalinas da parede.* (e) *Um fragmento de micela mostra como as moléculas de celulose estão organizadas em uma cadeia em forma de gelosia.*

como substância intercelular). Várias células depositam camadas adicionais de parede. Estas formam a **parede secundária**. Se presente, a parede secundária é sintetizada pelo protoplasto, que se encontra internamente à parede primária (Fig. 2.28).

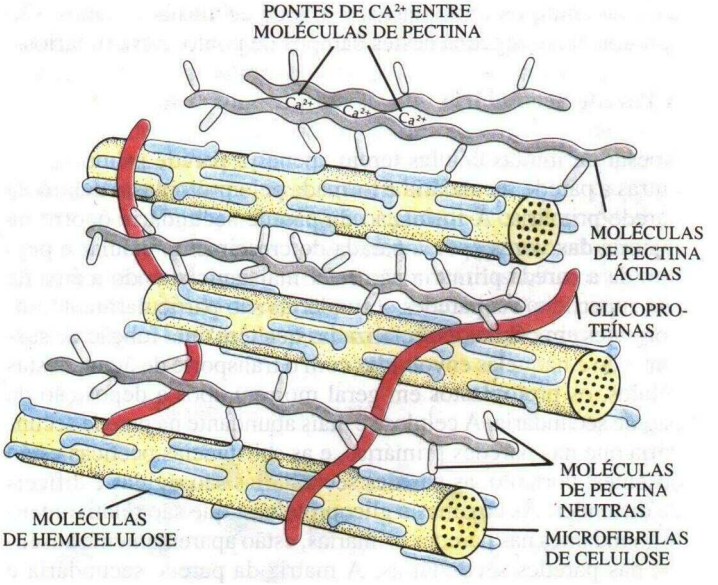
Lamela Média

A lamela média é composta basicamente por substâncias pécticas. De modo geral, é difícil distinguir a lamela média da parede primária, principalmente em células que desenvolvem paredes secundárias espessas. Quando uma parede celular se torna lignificada, este processo tipicamente se inicia na lamela média e depois se espalha para a parede primária e finalmente para a parede secundária.

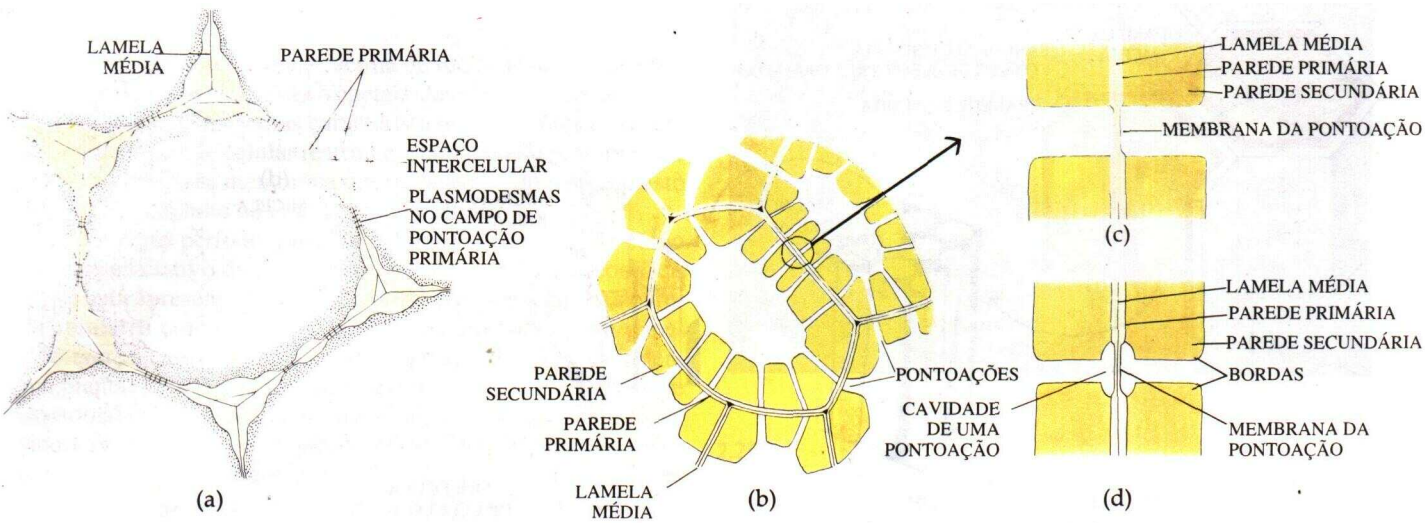
A Parede Primária

A parede primária é formada antes e durante o crescimento celular. Além da celulose, hemicelulose e pectina, as paredes celulares contêm enzimas e glicoproteínas (Fig. 2.27). As paredes primárias também podem se tornar lignificadas. Os polissacarídeos pécticos são os componentes mais abundantes da maioria das paredes primárias das plantas com flores.

Células que se dividem ativamente apresentam em geral apenas a parede primária, assim como a maioria das células maduras envolvidas em processos metabólicos como a fotossíntese, respiração e secreção. Estas células, unicamente as que estão vivas com parede primária e sem parede secundária, são capazes de perder sua forma celular especializada para se dividir e se diferenciar em novos tipos de células. Por esta razão, são basicamente estas células com apenas paredes primárias que estão envolvidas em cicatrização de tecidos lesionados e regeneração de uma planta.



2.27
Representação esquemática apresentando como as microfibrilas de celulose e os componentes da matriz (pectinas, hemiceluloses e glicoproteínas) da parede primária podem estar interconectados. As moléculas de hemicelulose estão ligadas à superfície das microfibrilas de celulose pela formação de pontes de hidrogênio. Algumas destas moléculas de hemicelulose apresentam ligações cruzadas com moléculas de pectina neutra e moléculas de pectina ácida. As moléculas de pectina ácida são ligadas a íons de cálcio (Ca^{2+}). As glicoproteínas estão provavelmente associadas às moléculas de pectina.



2.28
Os campos de pontoação primária, pontoações e plasmodesmas. (a) *Uma célula parenquimática com paredes primárias e campos de pontoação primária, as áreas delgadas nas paredes. Como apresentado aqui, os plasmodesmas geralmente atravessam a parede nestes campos de pontoação primária.* (b) *As células com paredes secundárias e numerosas pontoações simples.* (c) *Um par de pontoações simples.* (d) *Um par de pontoações areoladas.*

Geralmente, as paredes primárias não são uniformemente espessas em toda a sua extensão mas apresentam áreas mais delgadas que são chamadas de **campos de pontoação primária** (Fig. 2.28). Feixes citoplasmáticos, ou plasmodesmas, que fazem a conexão entre os protoplastos vivos de células adjacentes, são comumente agregados nestes campos de pontoação primários.

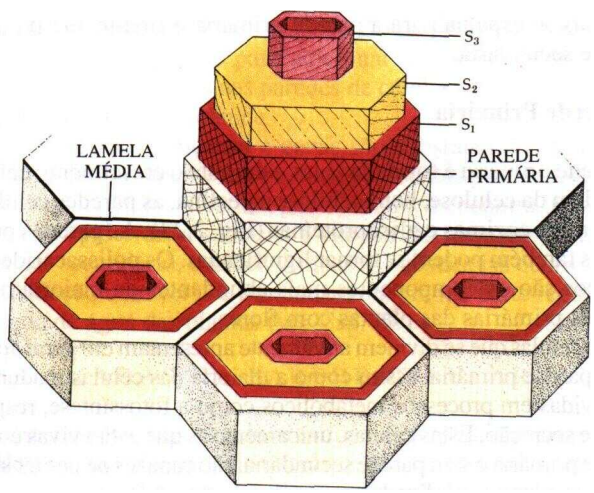
A Parede Secundária

Apesar de muitas células terem apenas a parede primária, em outras a parede secundária é formada pelo protoplasto dentro da parede primária. A formação da parede secundária ocorre na maioria das vezes após a parada do crescimento celular e pelo fato de a parede primária não estar mais aumentando a área de sua superfície. As paredes secundárias são particularmente importantes em células especializadas que têm uma função de sustentação e naquelas envolvidas com o transporte de água; nestas células, os protoplastos em geral morrem após a deposição da parede secundária. A celulose é mais abundante na parede secundária que nas paredes primárias, e as substâncias pécticas estão ausentes; portanto, as paredes secundárias são rígidas e difíceis de distender. As enzimas e glicoproteínas, que são relativamente abundantes nas paredes primárias, estão aparentemente ausentes nas paredes secundárias. A matriz da parede secundária é composta de hemicelulose.

É comum serem observadas três camadas distintas na parede secundária (Fig. 2.29). Estas são designadas S_1, S_2 e S_3, para caracterizar as camadas externa, mediana e interna, respectivamente. As camadas diferem entre si quanto à orientação de suas microfibrilas de celulose. Tais paredes de múltiplas camadas são encontradas em determinadas células do xilema secundário, ou no lenho. A estrutura laminada de tais paredes secundárias em muito aumenta a resistência das paredes. As microfibrilas de celulose são depositadas com um padrão mais denso que a parede primária. A lignina é comum nas paredes secundárias das células encontradas na madeira.

Quando a parede secundária é formada, ela não é depositada sobre os campos de pontoações da parede primária. Conseqüentemente, as depressões características, ou **pontoações,** são formadas na parede secundária (Fig. 2.28). Em alguns casos, as pontoações também são formadas em áreas onde não há campos de pontoações primários.

A pontoação em uma célula geralmente ocorre oposta a uma pontoação na parede celular de uma célula vizinha. A lamela média e as duas paredes primárias entre as duas pontoações são denominadas de **membrana da pontoação.** As duas pontoações opostas mais a membrana constituem um **par de pontoações.** Os dois principais tipos de pontoação encontrados em células com parede secundária são: a **simples** e a **areolada.**



2.29
Diagrama mostrando a organização das microfibrilas nas paredes primárias e nas três camadas (S_1, S_2, S_3) da parede secundária.

Nas pontoações do tipo areolada, a parede secundária arqueia sobre a **cavidade da pontoação.** Em pontoações do tipo simples, não se observa nenhuma formação de arco sobre a cavidade (Fig. 2.28). (Ver Cap. 14 para maiores informações sobre as propriedades das membranas das pontoações nos elementos traqueais.)

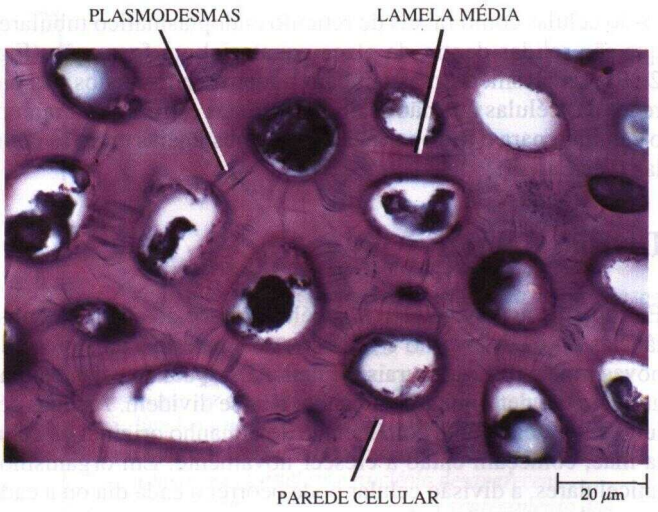
CRESCIMENTO DA PAREDE CELULAR

As paredes celulares crescem tanto em espessura quanto em área. A extensão da parede celular é um processo complexo sob o controle bioquímico do protoplasto. Este processo requer o afrouxamento da estrutura da parede — fenômeno este influenciado pelo hormônio auxina (ver Cap. 25) — assim como o aumento da síntese protéica, respiração para fornecer a energia necessária, e a entrada de água na célula. A maioria das novas microfibrilas é colocada em cima das formadas anteriormente (camada sobre camada), apesar de algumas poderem ser introduzidas dentro da estrutura da parede celular já existente.

Nas células que aumentam de volume mais ou menos de modo uniforme em todas as direções, as microfibrilas estão dispostas de forma aleatória, criando uma rede irregular. Tais células são encontradas na medula dos caules, em tecidos de armazenamento e em cultura de tecidos. Ao contrário, em células que elongam, as microfibrilas das paredes celulares laterais são colocadas em ângulo reto (transverso) em relação ao eixo de elongação. À medida que a parede celular aumenta em superfície, a orientação das microfibrilas externas se torna praticamente longitudinal, ou paralela ao eixo longitudinal da célula.

As substâncias da matriz — substâncias pécticas e hemicelulose — são levadas à parede em dictiossomos, assim como as glicoproteínas. O tipo de substância de matriz sintetizada e secretada em qualquer momento pela célula depende do seu estágio de desenvolvimento. Por exemplo, as pectinas são típicas de células que aumentam de volume, enquanto as hemiceluloses predominam em células que não aumentam mais de volume.

A síntese de celulose ainda é pouco conhecida, no entanto já parece bem claro que (1) as microfibrilas de celulose são sintetizadas na superfície da célula por um complexo enzimático embebido na parede plasmática, e que (2) a orientação das microfibrilas é controlada pelos microtúbulos adjacentes à membrana plasmática.

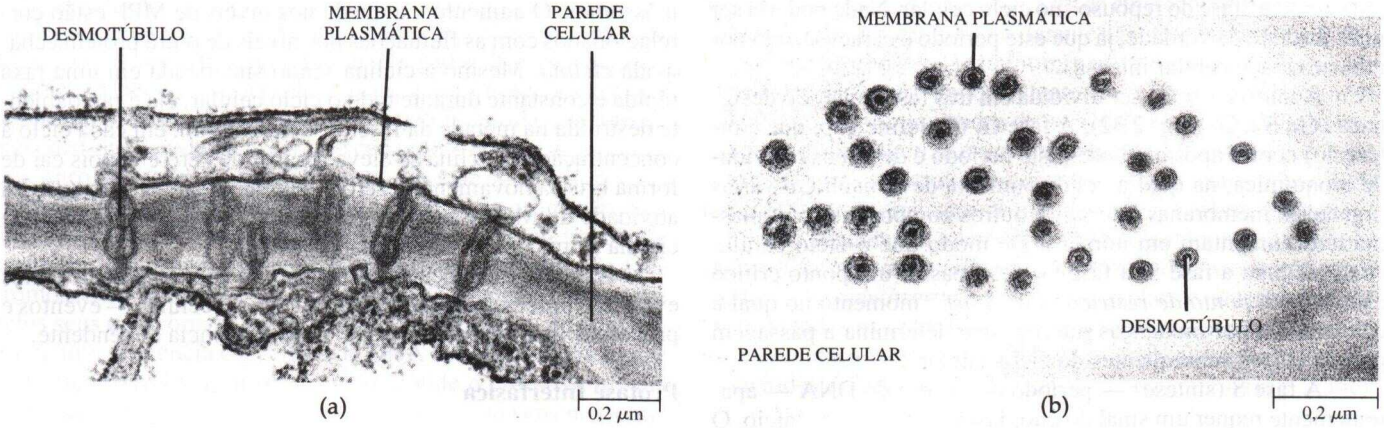


2.30
Fotomicrografia de plasmodesmas em paredes primárias espessas de endosperma de Diospyros, *o tecido nutritivo dentro da semente. Os plasmodesmas aparecem como linhas finas se estendendo de célula a célula através de parede celular. A lamela média aparece como uma linha clara entre estas células.*

Plasmodesmas

Como mencionado anteriormente, os protoplastos de células vegetais adjacentes apresentam conexões entre si caracterizadas pelos **plasmodesmas.** Apesar de estas estruturas serem visíveis ao microscópio óptico (Fig. 2.30), eles foram difíceis de interpretar. Somente ao serem observados ao microscópio eletrônico é que sua natureza foi confirmada (Fig. 2.31).

Os plasmodesmas podem ocorrer ao longo de toda a parede celular, ou eles podem estar agregados nos campos de pontoação primários ou nas membranas entre os pares de pontoações. Com o microscópio eletrônico, os plasmodesmas aparecem como estreitos canais (diâmetro aproximado de 30 a 60 nanômetros) delineados pela membrana plasmática e atravessados por um túbulo do retículo endoplasmático conhecido como *desmotúbulo.* Muitos plasmodesmas são formados durante a di-



2.31
Fotomicrografia eletrônica de plasmodesmas nas paredes das células de uma folha de milho (Zea mays), *vista longitudinal* (a) *e transversal* (b). *Os plasmodesmas são canais estreitos delineados pela membrana plasmática que passam pela parede celular, e cada um é atravessado por um túbulo de retículo endoplasmático conhecido como desmotúbulo.*

visão celular como faixas de retículo endoplasmático tubulares que são retidas dentro da placa equatorial em formação (Fig. 2.39). Os plasmodesmas também podem ser formados nas paredes das células que não se dividem. Estas estruturas garantem o caminho para o transporte de certas substâncias entre as células (ver Cap. 3).

Divisão Celular

Em organismos unicelulares, a célula cresce ao absorver substâncias do meio externo e utilizar estes materiais na síntese de novas moléculas estruturais e funcionais. Quando estas células atingem um determinado tamanho, elas se dividem. As duas células filhas, cada uma com metade do tamanho original da célula mãe, começam então a crescer novamente. Em organismos unicelulares, a divisão celular pode ocorrer a cada dia ou a cada poucas horas, produzindo sucessivamente organismos idênticos. Em organismos multicelulares, a divisão celular, junto com o aumento do volume da célula, é o meio pelo qual o organismo cresce. Em todos esses casos, as novas células são geneticamente idênticas e inicialmente com estrutura semelhante à célula parental e uma à outra.

A divisão celular em eucariontes consiste em dois estágios que se sobrepõem: **mitose** e **citocinese.** A mitose é o processo pelo qual um núcleo dá origem a dois núcleos filhos, cada um morfológica e geneticamente equivalente ao outro. A citocinese envolve a divisão do citoplasma de uma célula e a separação dos dois núcleos filhos em células separadas.

O Ciclo Celular

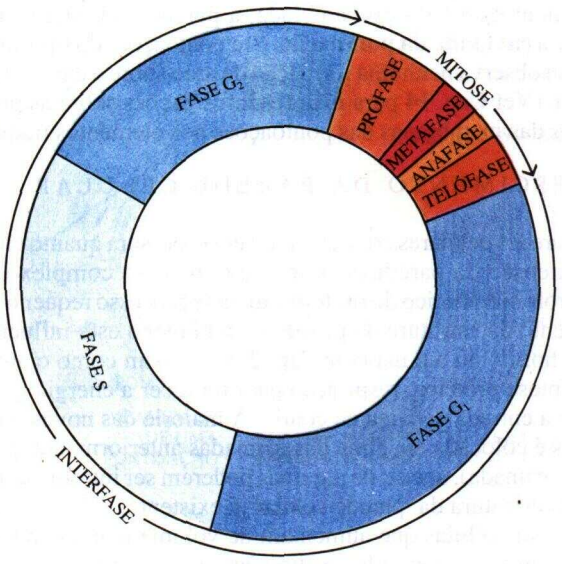
As células que se dividem ativamente passam por uma seqüência definida de eventos conhecidos como o ciclo celular (Fig. 2.32). Um ciclo inteiro requer diferentes períodos de tempo, dependendo tanto do tipo da célula quanto de fatores externos, como a temperatura ou a disponibilidade de nutrientes. Geralmente, o ciclo celular é dividido em *interfase* e as quatro fases da *mitose.*

INTERFASE

A **interfase,** a fase entre duas divisões mitóticas, já foi considerada como a "fase do repouso" no ciclo celular. Nada poderia ser mais distante da verdade, já que este período é caracterizado por uma atividade celular intensa.

A interfase pode ser dividida em três fases, que são designadas G_1, S e G_2 (Fig. 2.32). A fase G_1 (G define *gap,* que é intervalo) ocorre após a mitose. Este período é de intensa atividade bioquímica, na qual a célula aumenta de tamanho, e várias organelas, membranas internas e outros componentes citoplasmáticos aumentam em número. De modo que o ciclo celular continue para a fase S, a fase G_1 deve passar um ponto crítico chamado de *ponto de restrição* ou "*Start*", momento no qual a célula passa por mudanças internas que determina a passagem para as etapas subseqüentes do ciclo celular.

A fase S (síntese) — período de síntese do DNA — aparentemente requer um sinal do citoplasma antes de seu início. O aparecimento do *ativador da fase S* provavelmente dá início à síntese do DNA. Durante a fase S, muitas histonas e outras proteínas associadas ao DNA também são sintetizadas. Em seguida à fase S, a célula entra na fase G_2, que continua até a mitose começar. Durante a fase G_2, as estruturas diretamente envolvidas com a mitose, como as fibras do fuso, são formadas.



CICLO CELULAR

2.32
O ciclo celular pode ser dividido entre mitose e interfase, o intervalo entre duas divisões mitóticas sucessivas. As células geralmente levam mais tempo na interfase, que pode ser dividida em três fases. A primeira delas (G_1) é o período geral de crescimento e replicação das organelas citoplasmáticas. Durante a segunda fase (S), ocorre a síntese do DNA. A terceira fase (G_2) é o período no qual ocorre o preparo final para a mitose. Após a fase G_2, a mitose se inicia.

MITOSE

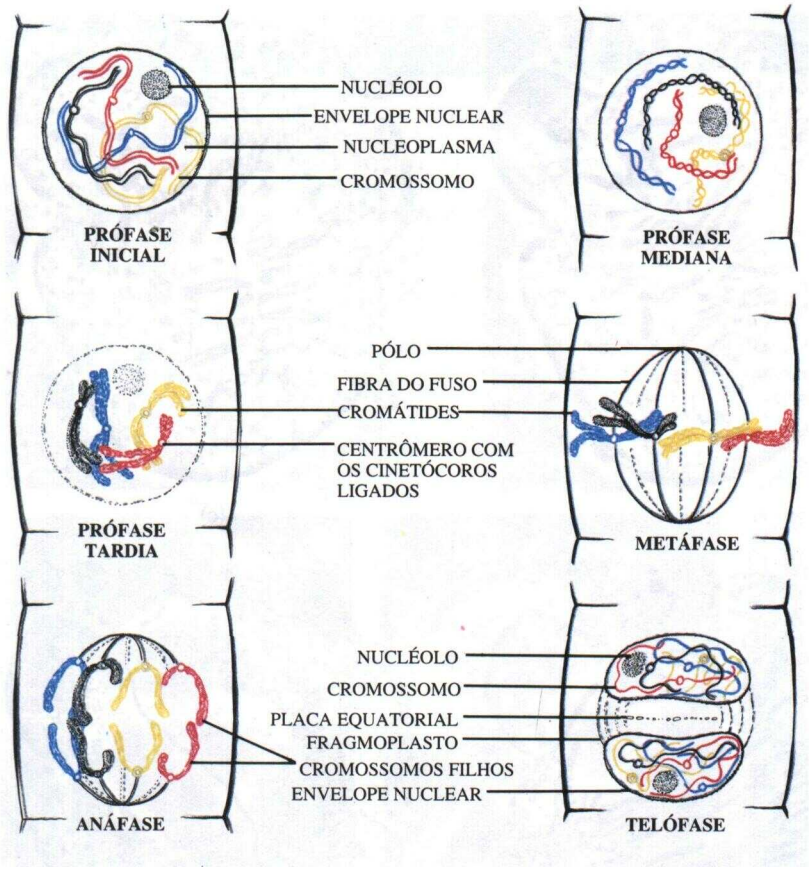
A mitose, ou divisão nuclear, é um processo contínuo que é convencionalmente dividido em quatro fases: *prófase, metáfase, anáfase* e *telófase* (Figs. 2.33 a 2.35). Estas quatro fases reunidas constituem o processo pelo qual o material genético sintetizado na fase S é dividido igualmente entre os dois núcleos filhos.

A mitose é iniciada por um fator citoplasmático presente unicamente no citoplasma da fase M (M significa mitose), o *fator promotor da fase M (MPF),* que causa a condensação dos cromossomos. O aumento e a queda nos níveis de MPF estão correlacionados com as flutuações nos níveis de outra proteína chamada *ciclina.* Mesmo a ciclina sendo sintetizada em uma taxa rápida e constante durante todo o ciclo celular, ela é rapidamente destruída na metade da fase M. Sendo assim, em cada ciclo a concentração de ciclina se eleva a partir de zero e depois cai de forma brusca novamente a zero. Aparentemente, a flutuação na atividade do MPF é iniciada pelo aumento da concentração de ciclina acima de um determinado patamar.

A mitose e a citocinese dependem da coordenação de vários eventos e processos associados com o ciclo celular — eventos e processos ligados entre si como uma seqüência dependente.

Prófase Interfásica

Um dos primeiros sinais de que uma célula vai se dividir é o aparecimento de microtúbulos estreitos e circulares logo abaixo da membrana plasmática. (Ver texto Cap. 3.) Esta faixa relativamente densa de microtúbulos envolve o núcleo em um plano que



2.33
A mitose está aqui representada por um diagrama contendo quatro cromossomos. No início da prófase, os cromossomos se tornam visíveis como longos fios dispersos por todo o núcleo; os cromossomos se encurtam e se tornam mais grossos até que cada um possa ser visualizado como dois fios (cromátides) ligados uns aos outros pelos centrômeros; um cinetócoro se forma em cada centrômero e, finalmente, a membrana nuclear e nucléolo desaparecem.

A metáfase começa com o aparecimento das fibras do fuso mitótico na região anteriormente ocupada pelo núcleo. Durante a metáfase, os cromossomos migram para a região equatorial do fuso mitótico. Em plena metáfase (como ilustrado aqui) os centrômeros dos cromossomos localizam-se no plano equatorial.

A anáfase se inicia quando os cinetócoros de cada cromossomo se separam. As cromátides irmãs, agora denominadas de cromossomos filhos, se movem para pólos opostos no fuso.

A telófase — mais ou menos o inverso da prófase — se inicia quando os cromossomos filhos completaram sua migração.

corresponderá ao plano equatorial no próximo fuso mitótico (ver Fig. 2.40). Uma vez que aparece justo antes da prófase, ela é denominada de **prófase interfásica**, desaparecendo após o início do fuso mitótico, muito antes que se inicie a placa equatorial na telófase tardia. Assim, à medida que a placa equatorial se forma, ela cresce para fora de modo a se fundir com a parede celular da célula mãe exatamente na região ocupada anteriormente pela prófase interfásica.

Prófase

Como visto ao microscópio, a transição da fase G_2 da interfase para a **prófase** não é um evento claramente definido. Durante a prófase, a cromatina, que está difusa no núcleo interfásico, gradualmente se condensa em cromossomos bem definidos. Inicialmente, entretanto, os cromossomos parecem ser fios alongados dispersos por todo o núcleo. À medida que a prófase avança, estes fios se encurtam e se tornam mais grossos, e enquanto os cromossomos se tornam mais distintos, pode-se notar que cada um é composto por dois fios enrolados um no outro. Durante a fase S anterior, cada cromossomo foi duplicado; sendo assim, cada cromossomo é formado agora por duas **cromátides** irmãs. Durante a prófase tardia, após um encurtamento maior, as duas cromátides de cada cromossomo se encontram lado a lado quase paralelas, unidas pelos seus **centrômeros** (Fig. 2.36). O centrômero, que consiste em uma seqüência específica de DNA necessária para ligar a molécula de DNA ao fuso mitótico, divide o cromossomo em dois braços de comprimento específico para cada cromossomo.

Durante a prófase, a *zona clara* aparece em volta do envelope nuclear (Fig. 2.34a). Os microtúbulos aparecem nesta zona. Inicialmente, os microtúbulos estão orientados de forma aleatória, mas durante a prófase tardia eles estão alinhados em paralelo à superfície nuclear ao longo do eixo do fuso mitótico. Esta é a manifestação mais precoce da organização do fuso mitótico.

Ao final da prófase, o nucléolo gradualmente desaparece. Seja ao mesmo tempo, seja logo após, o envelope nuclear também se desfaz, determinando o final da prófase (Fig. 2.37).

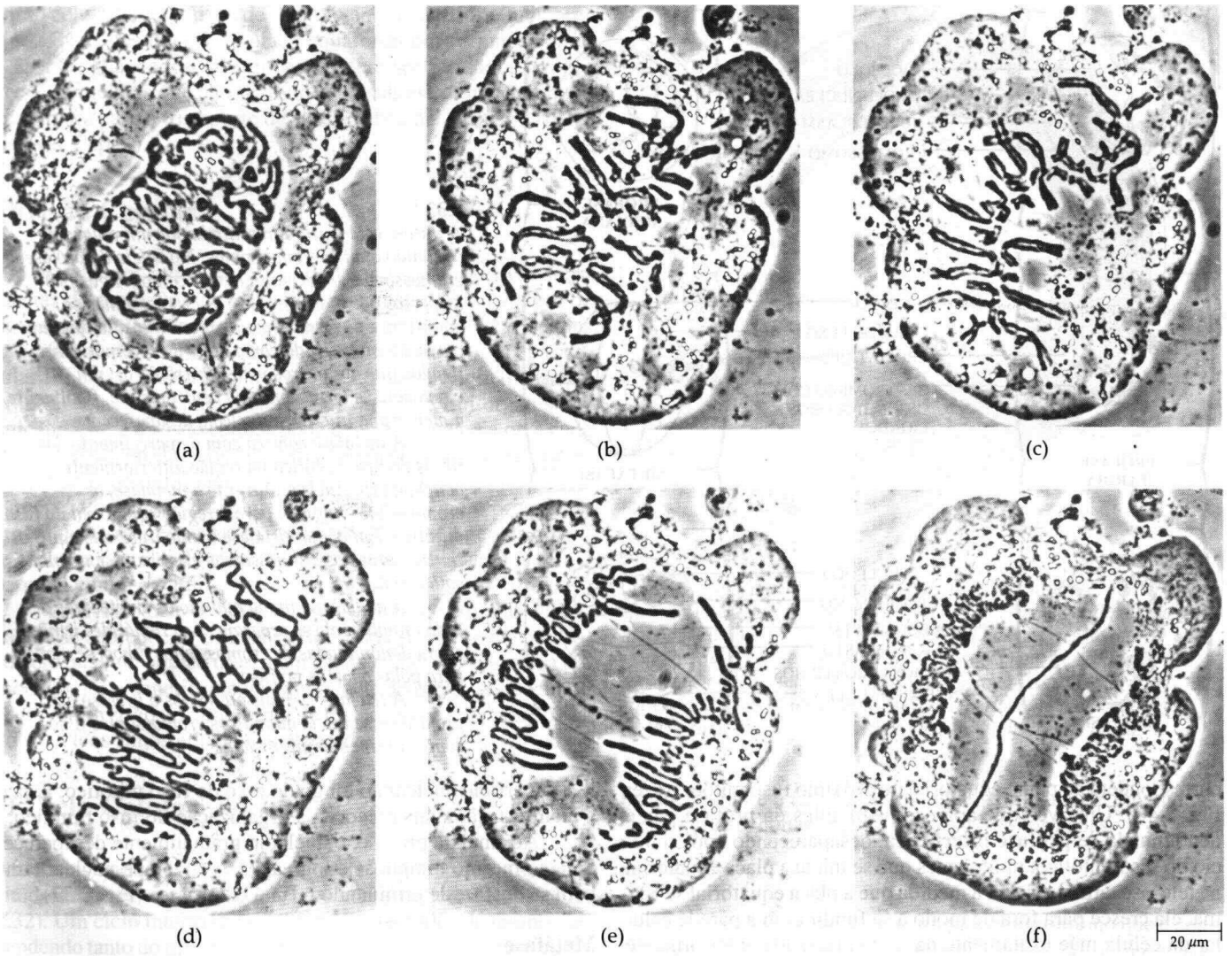
Metáfase

A **metáfase** começa à medida que o **fuso,** uma estrutura tridimensional que é larga no meio e se torna mais fina em direção aos pólos, ocupa a área anteriormente ocupada pelo núcleo. O fuso consiste nas *fibras do fuso,* que são feixes de microtúbulos (ver Fig. 2.40c). Alguns dos microtúbulos do fuso se ligarão a complexos de proteínas especializadas chamadas de **cinetócoros,** que se desenvolveram em cada centrômero durante a prófase tardia (Fig. 2.36). Estes microtúbulos são denominados de *microtúbulos do cinetócoro.* Os microtúbulos restantes do fuso, que se estendem de pólo a pólo, são denominados de *microtúbulos polares.* Os microtúbulos do cinetócoro se estendem para pólos opostos a partir das cromátides irmãs de cada cromossomo. Estes eventos precoces da metáfase são denominados de prometáfase por alguns biólogos.

Em seguida, os microtúbulos dos cinetócoros alinham os cromossomos a meio caminho dos pólos do fuso mitótico de modo que os cinetócoros localizam-se na placa equatorial do fuso. Quando todos os cromossomos estão localizados na placa equatorial, ou placa metafásica, a célula está em plena metáfase. As cromátides estão agora na posição de se separarem (Fig. 2.34c).

Organização do Fuso Mitótico

Como mencionado anteriormente, a união dos microtúbulos ocorre em pontos específicos conhecidos como centros de organiza-



2.34
A mitose pode ser vista por microscopia óptica de contraste de fases em uma célula viva de Haemanthus katherinae. *O fuso é muito pouco visível nestas células, que foram achatadas de modo a permitir uma melhor visualização de todos os cromossomos.* (a) *Prófase tardia: os cromossomos estão condensados. Uma região mais clara se formou em torno do núcleo.* (b) *Prófase tardia — metáfase precoce: o envelope nuclear desapareceu, e as extremidades de alguns cromossomos estão voltadas para o citoplasma.* (c) *Metáfase: os cromossomos estão organizados com seus centrômeros na placa equatorial.* (d) *Anáfase mediana: as cromátides irmãs (agora chamadas de cromossomos) se separaram e se movem para pólos opostos no fuso mitótico.* (e) *Anáfase tardia.* (f) *Telófase e citocinese: os cromossomos atingiram os pólos opostos, e as duas massas cromossômicas começaram a formar os núcleos filhos. A placa equatorial está praticamente finalizada.*

ção dos microtúbulos. Em animais e vários protistas, o centro de organização dos microtúbulos responsável pela formação do fuso mitótico é o **centrossomo,** uma nuvem de material amorfo que tipicamente envolve os pares de *centríolos*, estruturas idênticas aos corpúsculos basais associados aos flagelos. Durante a mitose, o centrossomo é encontrado em cada pólo do fuso, e os microtúbulos do fuso podem ser vistos saindo deles. Nas células vegetais, os centros de organização dos microtúbulos garantem a associação do fuso, mesmo que os pólos do fuso sejam pouco definidos e que não existam centríolos.

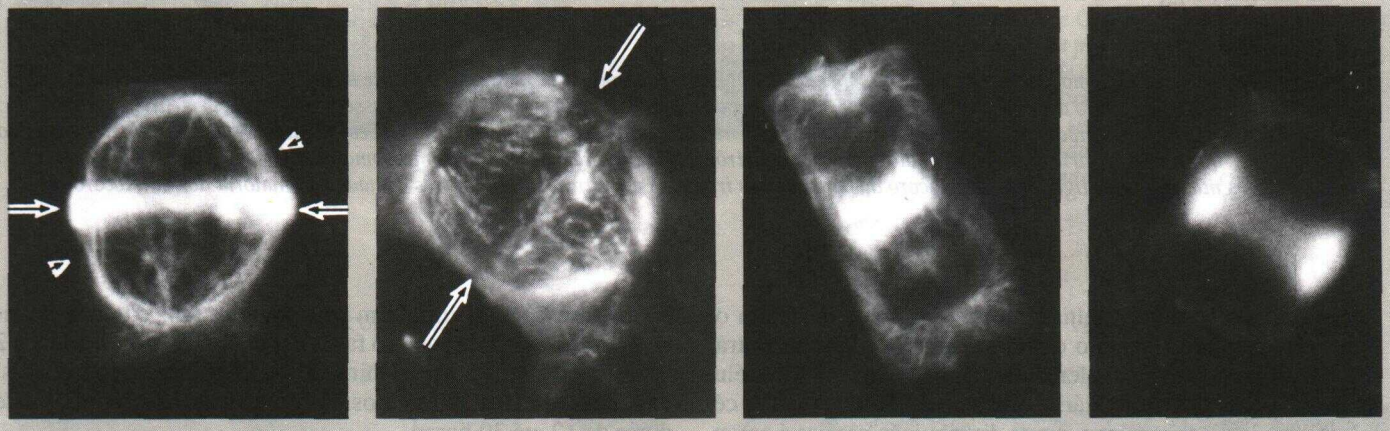
Anáfase

A **anáfase** (Fig. 2.34d, e) começa de forma abrupta com a simultânea separação de todas as cromátides irmãs pelos centrômeros. As cromátides irmãs são agora denominadas de **cromossomos.** À medida que os cinetócoros dos cromossomos se separam na direção dos pólos opostos, os braços dos cromossomos parecem ser arrastados. Durante a anáfase os cromossomos filhos se separam, sendo que as pontas dos braços mais longos são as últimas a se separarem.

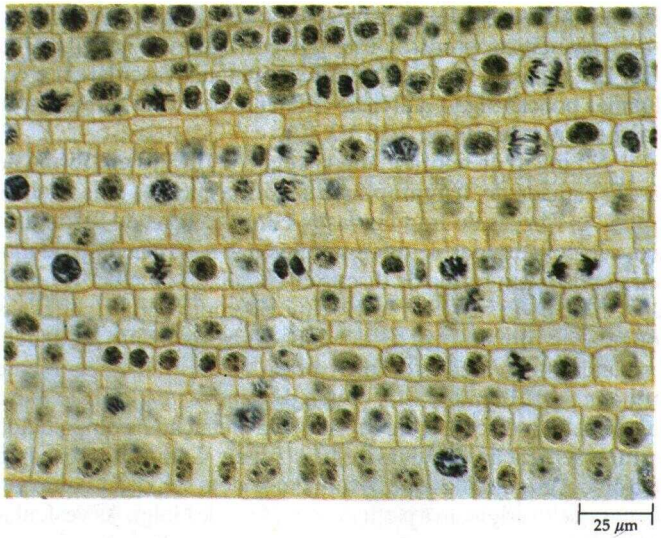
O movimento dos cromossomos em direção aos pólos parece estar associado com o encurtamento dos microtúbulos nas extremidades dos cinetócoros, como se os cinetócoros "comessem" seu caminho ao longo de seus microtúbulos. Neste processo, os cromossomos são puxados em direção dos pólos pelos cinetócoros. Um dos oponentes deste modelo para o movimento dos cromossomos durante a anáfase (ele favorece o papel dos filamentos de actina) denominou este modelo "Pac-Man", segundo um videogame com o mesmo nome. É possível que parte do

O Papel dos Microtúbulos na Divisão Celular: Microscopia por Imunofluorescência

A microscopia por imunofluorescência foi utilizada para revelar a localização dos microtúbulos nos diferentes estágios da divisão celular. Ao contrário dos outros procedimentos, a microscopia por imunofluorescência tem a capacidade de oferecer uma visão tridimensional. Aqui células de pontas de raízes de cebola (*Allium cepa*) foram coradas com anticorpos fluorescentes preparados especialmente contra tubulina e fotografados por microscopia de fluorescência. Os anticorpos fluorescentes, que se associaram à proteína tubulina, revelam a localização dos microtúbulos. (a) Na prófase interfásica a faixa de microtúbulos (setas horizontais) rodeia a célula justo antes da prófase. Outros microtúbulos (pontas das setas) delimitam o envelope nuclear (não está visível). (b) Na prófase interfásica a faixa de microtúbulos desapareceu, e a área que antes ocupava (setas) aparece como uma região que não fluoresce. Os microtúbulos do fuso se estendem desta região até o pólo do fuso mitótico. (c) No início da telófase, após a separação dos cromossomos, novos microtúbulos formam o fragmoplasto, no qual a formação da placa equatorial acontece. (d) À medida que a placa equatorial continua a se formar, os microtúbulos estão concentrados onde a placa equatorial está se estendendo para fora em direção das paredes da célula que se divide.



(a) (b) (c) (d)



2.35
Fotomicrografia de células da ponta da raiz de cebola (Allium cepa) *se dividindo. Ao comparar estas células com as fases da mitose ilustradas nas Figs. 2.33 e 2.34, você deveria ser capaz de identificar as fases da mitose mostradas nesta fotomicrografia.*

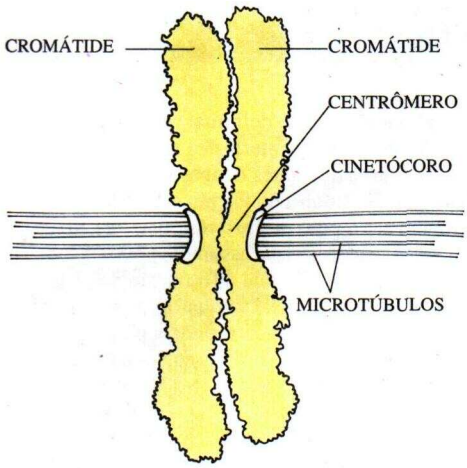
movimento dos cromossomos filhos também se dê pelo movimento de separação das próprias fibras do fuso. Durante este processo, os microtúbulos polares aumentam de tamanho.

Ao final da anáfase, dois conjuntos idênticos de cromossomos filhos se moveram para pólos opostos.

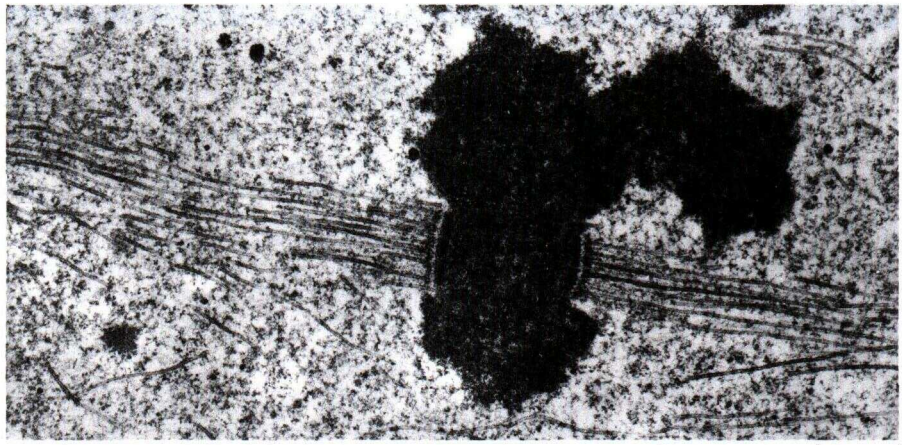
Telófase

Durante a **telófase** (Fig. 2.34f) a separação dos dois conjuntos idênticos de cromossomos filhos é finalizada pela formação do envelope nuclear ao redor de cada conjunto de cromossomos (Fig. 2.38). As membranas destes envelopes nucleares são derivadas a partir do retículo endoplasmático rugoso. O fuso mitótico desaparece. Durante a telófase os cromossomos se tornam cada vez mais indistintos ao se alongarem e assumirem novamente a forma de longos fios delgados. Neste momento, o nucléolo é novamente reconstituído. Ao serem completados estes processos e os cromossomos terem novamente desaparecido, a mitose termina e os núcleos filhos entram em interfase.

Os dois núcleos filhos produzidos durante a mitose são geneticamente equivalentes entre si e ao núcleo que os originou. Este acontecimento é importante, já que o núcleo é o ponto central que controla a célula, como será descrito em maiores detalhes no Cap. 8. Ele contém as instruções codificadas que especi-



(a)

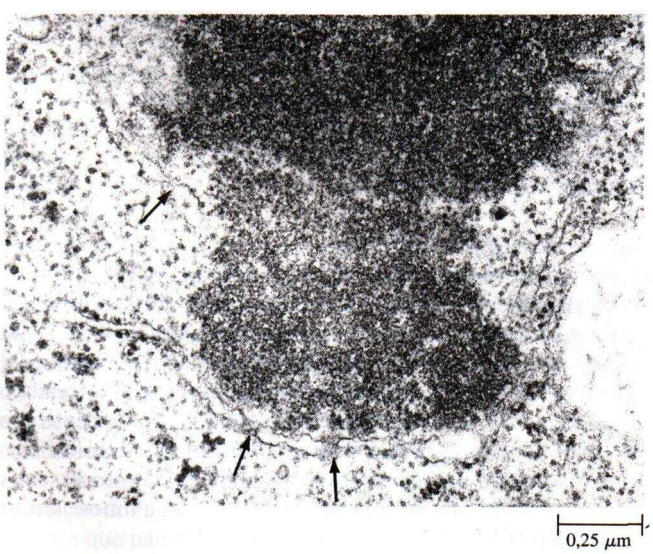


(b) 0,5 μm

2.36
(a) *Diagrama de um cromossomo completamente condensado. O DNA cromossomal foi replicado durante a interfase, de modo que cada cromossomo é agora constituído de duas partes idênticas, chamadas de cromátides. As cromátides estão associadas por seus centrômeros. Durante a prófase tardia, desenvolveu-se um cinetócoro em cada centrômero que está orientado em direções opostas. Ligados ao cinetócoro estão os microtúbulos que formam parte do fuso.* (b) *Fotomicrografia eletrônica de uma região de um cromossomo metafásico de uma alga verde, apresentando os microtúbulos ligados ao cinetócoro das cromátides irmãs. A estrutura típica em três camadas da maioria dos cinetócoros é visível aqui.*

ficam a produção das proteínas, muitas das quais medeiam os processos celulares atuando como enzimas, e algumas outras servem diretamente como elementos estruturais dentro da célula. Esta "impressão" hereditária deve ser transmitida para as células filhas sem nenhum erro, e esta distribuição precisa é garantida em organismos eucarióticos pela organização dos cromossomos e sua divisão durante a mitose.

O tempo de duração da mitose varia com tipo de tecido e o organismo em questão. Entretanto, a prófase é a fase mais longa e a anáfase é a mais curta. Em uma ponta de raiz, o tempo relativo para cada uma das quatro fases é o seguinte: prófase, de 1 a 2 horas; metáfase, de 5 a 15 minutos; anáfase, de 2 a 10 minutos; e telófase, de 10 a 30 minutos. Por outro lado, a interfase pode durar de 12 até 30 horas.



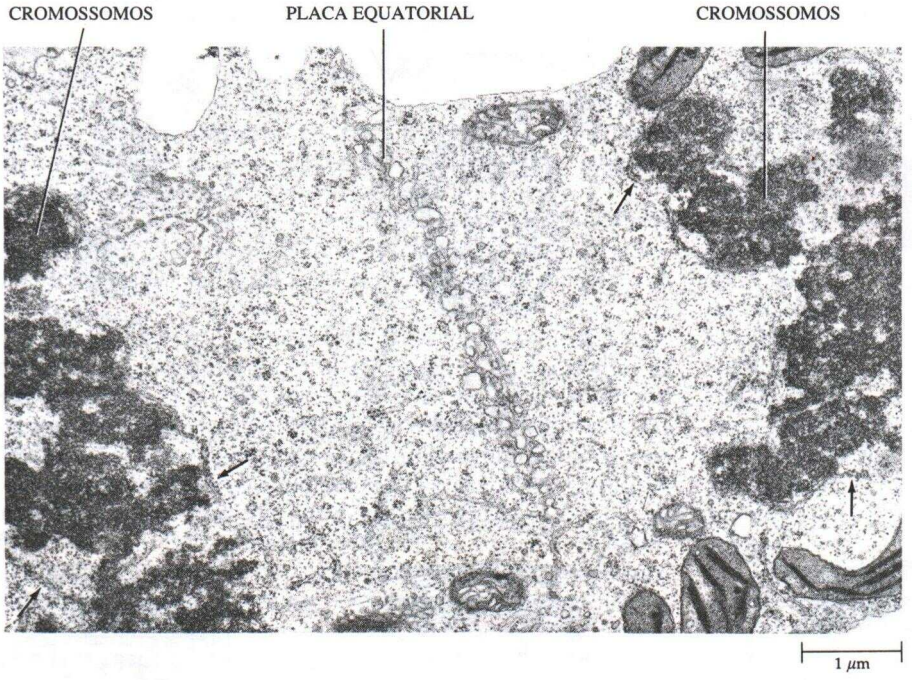
0,25 μm

2.37
Uma região de um núcleo durante a prófase tardia de uma célula parenquimática de caule de Equisetum hyemale. *As setas indicam os poros nucleares do envelope nuclear fragmentado, que está em processo de desagregação.*

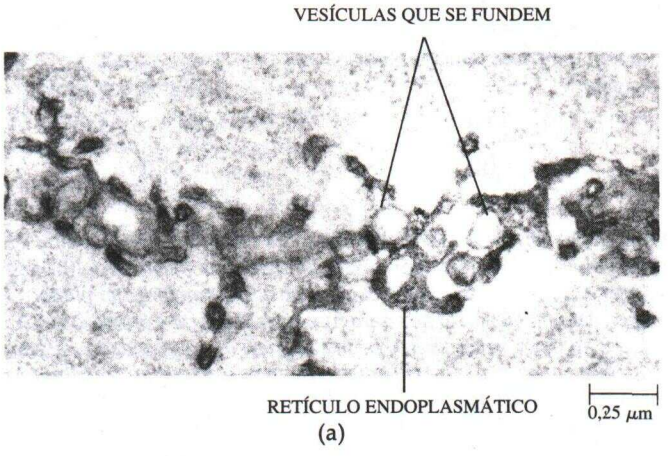
CITOCINESE

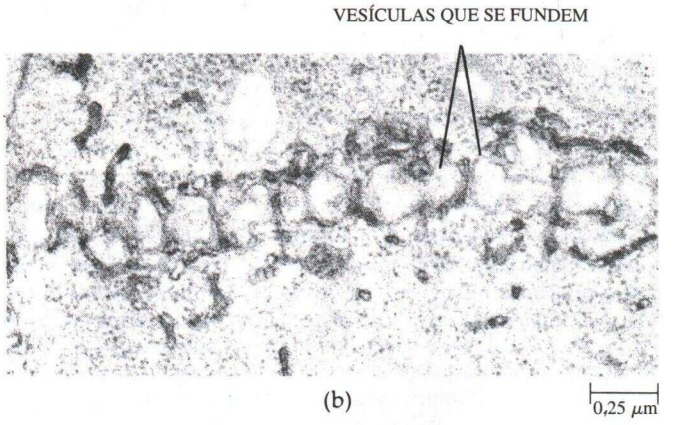
Como mencionado anteriormente, a *citocinese,* que tipicamente se sobrepõe à mitose, é o processo no qual o citoplasma é dividido. Na maioria dos organismos, as células se dividem pela invaginação da parede celular, se presente, e uma constrição da membrana plasmática, processo este que corta através das fibras do fuso. Em todas as plantas (briófitas e plantas vasculares) e em algumas poucas algas, a divisão celular ocorre pela formação da **placa equatorial** (Figs. 2.38 a 2.40).

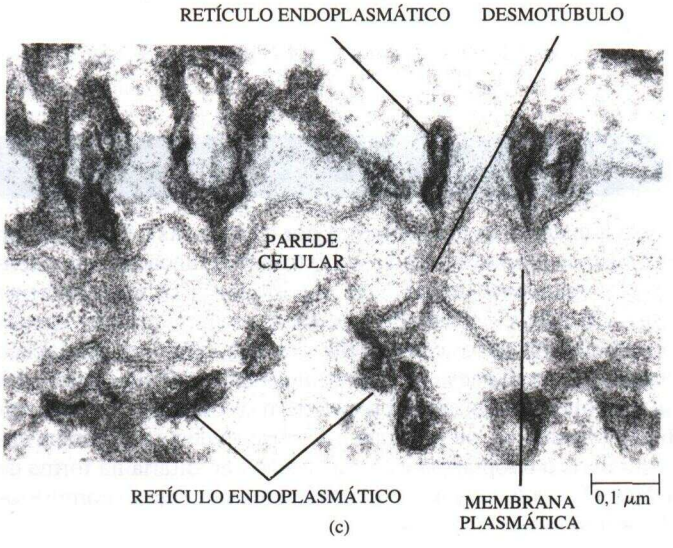
No início da telófase, um sistema de fibrilas em forma de barril chamado de **fragmoplasto** se forma entre os dois núcleos filhos. As fibrilas do fragmoplasto, como aquelas do fuso mitótico, são constituídas de microtúbulos que se organizam de maneira oposta, em forma de discos de cada lado do plano de divisão. Como pode ser observado ao microscópio óptico, pequenas gotículas se formam através do plano e gradualmente se fundem formando a placa equatorial. A placa equatorial, inicialmente formada pelo fragmoplasto, cresce de dentro para fora até que a parede celular da célula em divisão seja alcançada, completando assim a separação das duas células filhas. Com o microscópio eletrônico, as gotículas que se fundem podem ser vistas como vesículas que se originam a partir do complexo de Golgi. As vesículas contêm provavelmente substâncias pécticas que formam a lamela média, e suas membranas contribuem para a formação da membrana plasmática de cada lado da placa equatorial. Os plasmodesmas são formados neste momento, quando os segmentos do retículo endoplasmático tubular são capturados entre vesículas que se fundem (Fig. 2.39).



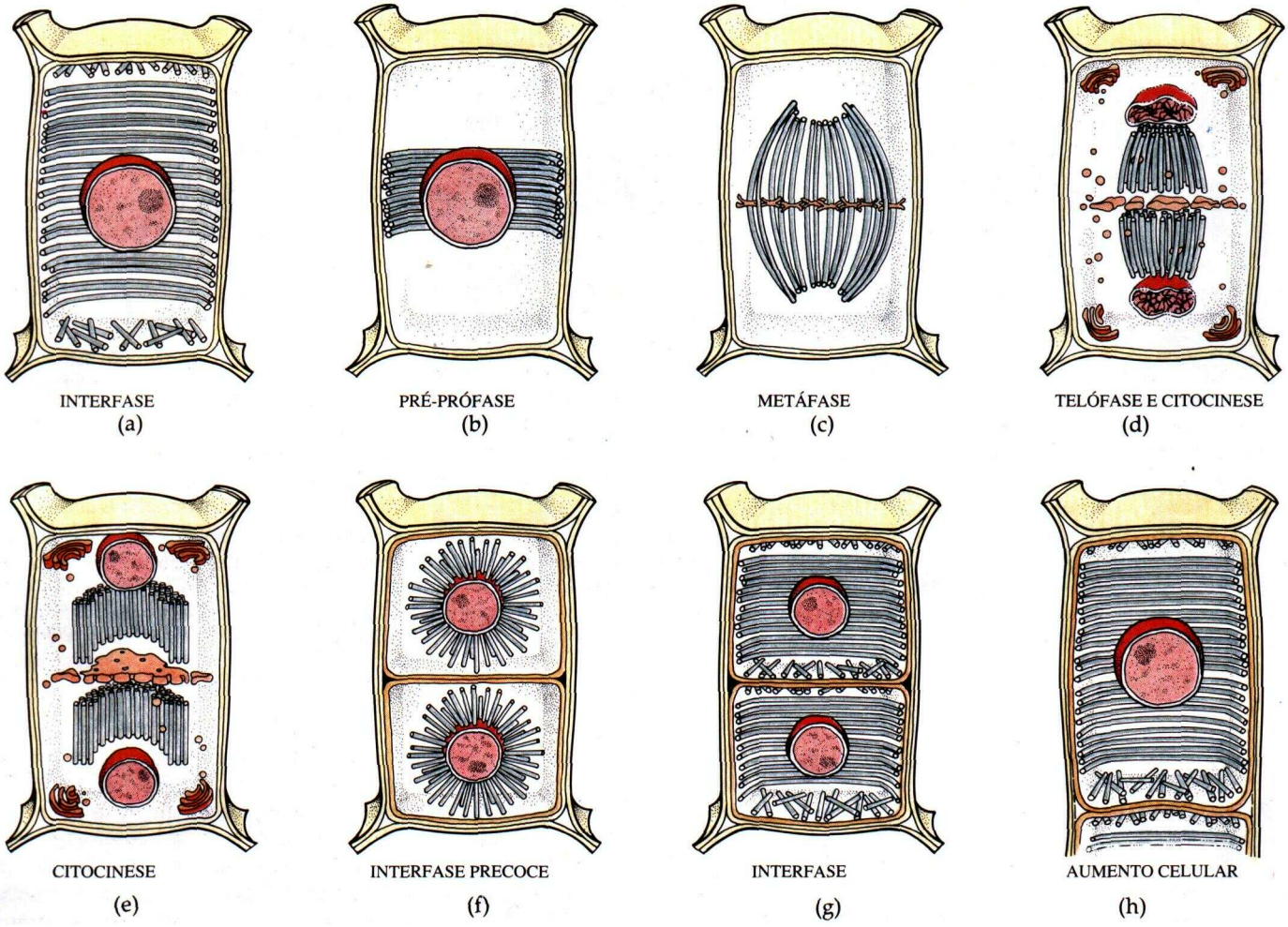
2.38
Nas células vegetais, a separação dos cromossomos filhos é seguida pela formação da placa equatorial, que determina a separação das células em divisão. Aqui, podemos observar diversas vesículas do complexo de Golgi se fundindo no início da formação da placa equatorial. Os dois conjuntos de cromossomos de cada lado da placa equatorial em formação estão na telófase. As setas indicam alguns fragmentos do envelope nuclear que está se reorganizando ao redor dos cromossomos.







2.39
Os diferentes estágios na formação progressiva da placa equatorial em células de raízes de alface (Lactuca sativa), *mostrando a associação do retículo endoplasmático com a placa equatorial na formação e origem dos plasmodesmas.* (a) *Um estágio bastante precoce, com inúmeras vesículas pequenas que se fundem originadas a partir dos dictiossomos e elementos tubulares do retículo endoplasmático organizados de maneira frouxa.* (b) *Um estágio mais tardio, no qual podemos visualizar uma relação bastante próxima entre o retículo endoplasmático e as vesículas que se fundem. Faixas tubulares de retículo endoplasmático são retidas durante a consolidação da placa equatorial.* (c) *Plasmodesmas maduros, que consistem em canais margeados de membrana plasmática e um túbulo, o desmotúbulo, de um retículo endoplasmático.*



2.40
As diferenças na distribuição dos microtúbulos durante o ciclo celular e a formação da parede celular no processo da citocinese. (a) *Durante a interfase, e no processo de aumento de volume e diferenciação celular, os microtúbulos se localizam adjacentes à membrana plasmática.* (b) *Logo antes da prófase, um grupo de microtúbulos em forma de anel, a banda pré-profásica, rodeia o núcleo em um plano correspondente ao plano equatorial do futuro fuso mitótico.* (c) *Durante a metáfase, os microtúbulos aparecem na forma de fibras do fuso.* (d) *Durante a telófase, os microtúbulos estão organizados em um fragmoplasto entre os dois núcleos filhos, e a placa equatorial se forma no meio do fragmoplasto.* (e) *À medida que a placa equatorial se estabelece no centro do fragmoplasto, este e a placa equatorial crescem em direção à parede celular da célula que se divide.* (f) *Durante a interfase precoce, os microtúbulos se irradiam para fora do envelope nuclear em direção ao citoplasma.* (g) *Cada célula filha forma sua própria parede celular primária.* (h) *Com o aumento do volume das células filhas (apenas a superior está esquematizada aqui), a parede celular materna é rompida. Em* (g) *e* (h) *os microtúbulos mais uma vez estão localizados adjacentes à membrana plasmática.*

A placa equatorial em desenvolvimento eventualmente se funde com a parede celular da célula mãe exatamente no ponto demarcado inicialmente pela banda pré-profásica. Os filamentos de actina foram encontrados formando pontes sobre o espaço entre a frente do fragmoplasto e a parede celular, possivelmente explicando como o fragmoplasto em expansão "se lembra" do local original da banda pré-profásica.

Após a formação da lamela média, cada protoplasto deposita sua parede primária adjacente à lamela média. Além disso, cada célula filha deposita uma nova camada de parede celular ao redor de todo protoplasto; esta nova parede celular é contínua com a parede celular na placa equatorial (Fig. 2.40). A parede celular original da célula mãe se estica e se rompe à medida que a célula filha aumenta de volume.

Resumo

Toda a matéria viva é composta por células. As células podem ser bastante variadas, desde sua estrutura e função independentes em organismos unicelulares até os tipos de células altamente especializadas e por isso dependentes, encontrados em vegetais e animais complexos e multicelulares. Entretanto, as células são bastante semelhantes em sua estrutura básica. Todas as células são envoltas por uma membrana externa (conhecida como membrana plasmática, ou plasmalema). Dentro desta membrana encontramos o citoplasma e a informação hereditária na forma de DNA. Os conteúdos da célula são coletivamente denominados de protoplasma.

As células são basicamente de dois tipos diferentes: procarióticas e eucarióticas. As células procarióticas (bacterianas) não apresentam núcleo e organelas envoltas por membranas, e são representadas hoje pelas bactérias, incluindo as cianobactérias. As células eucarióticas apresentam um núcleo verdadeiro e são compartimentalizadas, podendo ser associadas a estruturas diferentes que executam funções distintas.

As células eucarióticas são divididas por membranas em compartimentos, as membranas controlam a passagem de material para dentro e para fora da célula e para dentro e para fora das organelas.

Tipicamente, as células vegetais apresentam uma parede celular e um protoplasto, a unidade de protoplasma dentro da parede celular. O protoplasto consiste em um citoplasma e um núcleo. A matriz citoplasmática, ou substância fundamental, das células vegetais está geralmente em movimento, fenômeno este conhecido como corrente citoplasmática, ou ciclose. A membrana plasmática separa o citoplasma da parede celular.

Além das paredes celulares, as células vegetais são caracterizadas pela presença de vacúolos dentro de seu citoplasma. Estas organelas são cavidades preenchidas com o suco celular, uma solução aquosa de várias substâncias como sais, açúcares e outras. Os vacúolos têm um papel importante no crescimento celular e na manutenção da rigidez dos tecidos. Muitos vacúolos estão envolvidos na degradação de macromoléculas e na reciclagem de seus componentes dentro da célula. Os vacúolos são envoltos por uma membrana chamada de tonoplasto.

O núcleo, que é o centro de comando da célula, é em geral a estrutura mais importante dentro do protoplasto. É rodeada por um envelope nuclear composto por duas membranas. Dentro deste envelope encontra-se a cromatina, que se torna visível como cromossomos distintos durante a divisão nuclear. A cromatina e os cromossomos são constituídos de DNA e proteínas.

Juntamente com os vacúolos e as paredes celulares, os plastídeos são componentes típicos de uma célula vegetal. Cada plastídeo está envolto por um envelope constituído por duas membranas. Os plastídeos maduros são classificados segundo o tipo de pigmento que eles contêm: cloroplastos contêm clorofilas e carotenóides como pigmentos; os cromoplastos contêm os carotenóides como pigmentos; e os leucoplastos não contêm pigmentos.

Como os plastídeos, as mitocôndrias são organelas protegidas por duas membranas; a membrana interna é dobrada para formar um extenso sistema interno, aumentando a superfície disponível para as enzimas e as reações associadas a elas. As mitocôndrias são o local mais importante onde ocorre a respiração em células eucarióticas. Ao contrário dos plastídeos e das mitocôndrias, os microcorpúsculos são organelas envoltas por uma única membrana.

Além das organelas, o citoplasma das células eucarióticas têm um sistema de duas membranas: o retículo endoplasmático e os dictiossomos. O retículo endoplasmático é um extenso sistema tridimensional de membranas. Geralmente encontram-se numerosos ribossomos associados às suas membranas. Os ribossomos também são encontrados livres no citoplasma. Os ribossomos são o sítio onde os aminoácidos são ligados entre si, caracterizando a síntese das proteínas. Durante a síntese protéica, os ribossomos apresentam-se agrupados, sendo denominados de polirribossomos, ou polissomos.

Os dictiossomos, ou corpúsculos de Golgi, são agrupamentos de sacos membranosos achatados, em forma de discos, a partir dos quais vesículas são liberadas. Os dictiossomos funcionam como centro de armazenamento e empacotamento de carboidratos complexos e outras substâncias, que são transportadas em vesículas para a superfície da célula. Estas vesículas também funcionam como fonte de matéria para a membrana plasmática. O retículo endoplasmático e os dictiossomos, juntos com a membrana plasmática, são parte de uma unidade funcional chamada de sistema de endomembranas.

A substância fundamental das células eucarióticas é entremeada pelo citoesqueleto, uma rede complexa de filamentos protéicos, dos quais podemos encontrar dois tipos nas células vegetais: os microtúbulos e os filamentos de actina. Os microtúbulos são estruturas cilíndricas delgadas de tamanho variável e são compostos de subunidades da proteína tubulina. Eles têm um papel importante na mitose, na formação da placa equatorial, no crescimento da parede celular e no movimento do flagelo. Os filamentos de actina são proteínas contráteis constituídas de actina. Esses longos filamentos ocorrem seja na forma simples, seja associados em feixes, e têm um papel gerador na corrente citoplasmática.

Os flagelos são estruturas em forma de "fio de cabelo" que se projetam a partir da superfície de vários tipos de células eucarióticas diferentes, servindo como estruturas de locomoção. Todos os flagelos de células eucarióticas apresentam a mesma estrutura interna de organização 9 mais 2, isto é, um anel externo de nove pares de microtúbulos rodeando um par interno de microtúbulos no centro do flagelo.

A parede celular é a característica que diferencia as células vegetais. Ela determina a estrutura da célula, a textura dos tecidos vegetais e várias das características que diferenciam as plantas como organismos. Todas as plantas têm uma parede primária. Várias também têm uma parede secundária. A região entre as paredes primárias de células adjacentes é denominada de lamela média. A celulose é o principal componente das paredes primárias e secundárias. As microfibrilas de celulose ocorrem em uma matriz não-celulósica com ligações cruzadas, com as hemiceluloses e pectinas. A lignina também pode estar presente nas paredes mas é típica de células com paredes secundárias.

Os protoplastos de células adjacentes estão conectados entre si pela presença de plasmodesmas, que garantem a passagem para o transporte de certas substâncias entre as células.

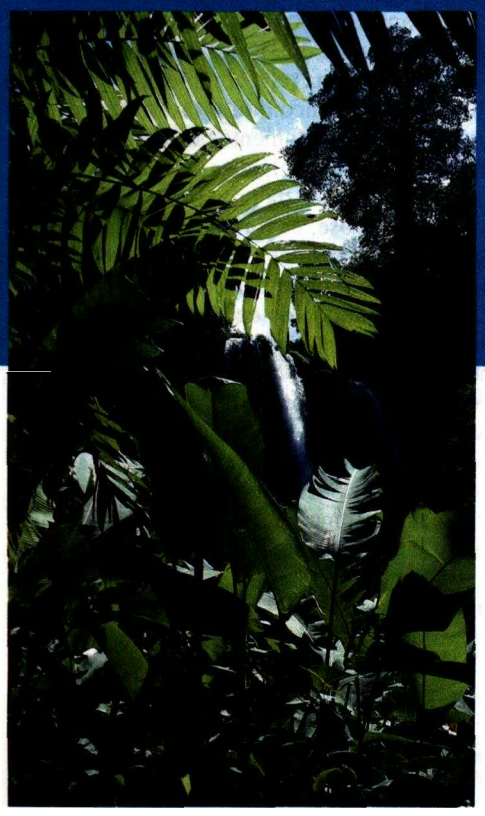
Células em divisão passam por um ciclo celular constituído de interfase e mitose. A interfase pode ser dividida em três fases: a fase G1, de crescimento generalizado e de replicação das organelas; a fase S, associada à duplicação do material genético, o DNA; e uma fase G_2, que é o período final para a preparação da mitose.

Quando a célula está em interfase, os cromossomos se encontram em uma forma desenrolada e são difíceis de visualizar no nucleoplasma. Durante a mitose, o material cromossômico, ou cromatina, se torna condensado e pode-se notar que cada cromossomo é constituído de dois "fios" paralelos, as cromátides, que estão associadas pelo centrômero. Os centrômeros se separam, e as cromátides duplicadas, agora chamadas de cromossomos filhos, se movem para pólos opostos. A separação dos dois conjuntos idênticos de cromossomos é completada pela formação de um novo envelope nuclear envolvendo cada conjunto. Deste modo, o material genético é igualmente distribuído entre os dois núcleos filhos.

A mitose é geralmente seguida pela citocinese, a divisão do citoplasma. Nas plantas e algumas algas, o citoplasma é dividido por uma placa equatorial cuja formação se inicia durante a telófase no processo mitótico. Uma vez que o citoplasma foi dividido, os protoplastos depositam novas paredes celulares.

CAPÍTULO 3

A Composição Molecular das Células



3.1
Na fotossíntese, os organismos captam a energia luminosa e a utilizam para formar moléculas orgânicas através da combinação do carbono e oxigênio provenientes do dióxido de carbono da atmosfera com o hidrogênio obtido da água. Estas moléculas fornecem a energia que alimenta os sistemas vivos e também são utilizadas para construir as moléculas estruturais que compõem os organismos vivos. As plantas mostradas aqui, iluminadas pelo sol, entre elas as plantas de folhas largas do gênero Heliconia, crescem ao lado de uma cachoeira em Misal-Ha, Chiapas, México.

Como discutido no capítulo anterior, as células são bastante semelhantes em sua estrutura básica, apesar de sua variedade. Estas semelhanças tornam-se mais evidentes quando examinamos as células a nível molecular. (Poderá ser útil ler o Apêndice A, Fundamentos de Química, antes de continuar este capítulo.)

Apesar de a Terra e sua atmosfera conterem 92 tipos diferentes de elementos de ocorrência natural, apenas poucos destes foram selecionados para formar o material complexo e altamente organizado que compõe as células dos organismos vivos. De fato, como mostrado no Quadro 3.1, por volta de 99% (do peso fresco) da matéria viva são compostos por somente seis elementos. Nas células, esses elementos são encontrados principalmente nas moléculas orgânicas e, em particular, na água.

A água constitui mais da metade de todo o tecido vivo e mais de 90% do peso da maioria dos tecidos vegetais. (Ver Apêndice A para uma rápida revisão de algumas propriedades importantes da água.) Ao contrário, íons como potássio (K^+), sódio (Na^+) e cálcio (Ca^{2+}) não representam mais de 1%. Praticamente todo o resto do tecido, quimicamente falando, é composto de moléculas orgânicas.

Moléculas Orgânicas

As moléculas orgânicas, por definição, são moléculas que possuem esqueletos carbônicos ligados covalentemente. Além do carbono, quase todas as moléculas orgânicas contêm hidrogênio, e a maioria delas também contém oxigênio (Fig. 3.1). O nitrogênio e o enxofre ocorrem em menor freqüência do que o oxigênio, e somente uma pequena porcentagem de moléculas orgânicas contém outros elementos. Do mesmo modo que a matéria viva é composta por relativamente poucos elementos, os átomos destes poucos elementos estão arranjados para formar relativamente poucas moléculas orgânicas que, nas várias combinações, constituem a maior parte do peso seco dos organismos vivos.

Os quatro tipos principais de moléculas orgânicas encontradas nos organismos vivos são carboidratos, lipídios, proteínas e ácidos nucléicos (Quadro 3.2). Lipídios, proteínas e ácidos nucléicos são estruturas relativamente grandes de alto peso molecular e são portanto chamadas de *macromoléculas*, que são

Quadro 3.1 *Composição atômica de três organismos representativos (porcentagem de peso fresco)*

Elemento	Humano	Alfafa	Bactéria
Carbono (C)	19,37%	11,34%	12,14%
Enxofre (S)	0,64	0,10	0,32
Fósforo (P)	0,63	0,71	0,60
Hidrogênio (H)	9,31	8,72	9,94
Nitrogênio (N)	5,14	0,83	3,04
Oxigênio (O)	62,81	77,90	73,68
CSPHNO total:	97,90%	99,60%	99,72%

FONTE: H.J. Morowitz, *Energy Flow in Biology* (New York: Academic Press, 1968).

compostas por subunidades semelhantes ou idênticas, sendo conhecidas como **polímeros** ("muitas partes"); as subunidades são chamadas de **monômeros** ("uma única parte").

Carboidratos

Carboidratos — as moléculas mais abundantes na natureza — são moléculas que contêm o carbono combinado com hidrogênio e oxigênio. Elas são as moléculas primárias de armazenamento de energia na maioria dos organismos vivos. Os carboidratos são formados por pequenas moléculas conhecidas como **açúcares**. Existem três classes principais de carboidratos, classificados de acordo com o número de moléculas de açúcar que possuem: monossacarídeos, dissacarídeos e polissacarídeos.

MONOSSACARÍDEOS E DISSACARÍDEOS

Monossacarídeos ("açúcares simples") são os carboidratos mais simples; eles são formados por uma cadeia de átomos de carbono à qual átomos de hidrogênio e oxigênio são ligados na proporção de um átomo de carbono para dois átomos de hidrogênio para um átomo de oxigênio. Os monossacarídeos podem ser descritos pela fórmula $(CH_2O)_n$, onde $n = 3$ ou número maior. Estas proporções deram origem ao termo *carboidrato* ("hidratos de carbono") para açúcares e para as moléculas maiores formadas de subunidades de açúcares. Exemplos de vários monos-sacarídeos comuns são apresentados na Fig. 3.2. Como indicado na figura, açúcares com cinco e seis carbonos podem também existir na forma de anel; de fato, eles são encontrados normalmente nesta forma quando dissolvidos na água.

Dissacarídeos são formados por duas subunidades de monossacarídeos. Como mostrado na Fig. 3.3, a união é acompanhada pela remoção de uma molécula de água do par de moléculas de monossacarídeos, um processo conhecido como **condensação**. Esta união de moléculas pode ser quebrada por **hidrólise** — a adição de uma molécula de água em cada ligação — para formar novamente unidades de monossacarídeos. A hidrólise é uma reação exergônica, ou "morro abaixo"; a energia química de ligação do produto é menor que aquela da molécula original (ver o Cap. 5). Portanto, a energia é liberada pela reação. Por sua vez, a ligação de dois monossacarídeos para formar um dissacarídeo requer gasto de energia.

O monossacarídeo glicose é a forma na qual o açúcar é mais freqüentemente transportado através do sistema animal. A sacarose, um dissacarídeo composto de glicose e frutose, é a forma na qual a maioria do açúcar é transportado nas plantas. A sacarose é o açúcar branco comum (açúcar de cana ou de beterraba).

A fonte fundamental de açúcar em todas as células vegetais é a fotossíntese, na qual a energia do sol é convertida em energia de ligação química necessária para formar uma molécula de açúcar. Quando a molécula de açúcar é quebrada na respiração, a energia das ligações químicas é liberada.

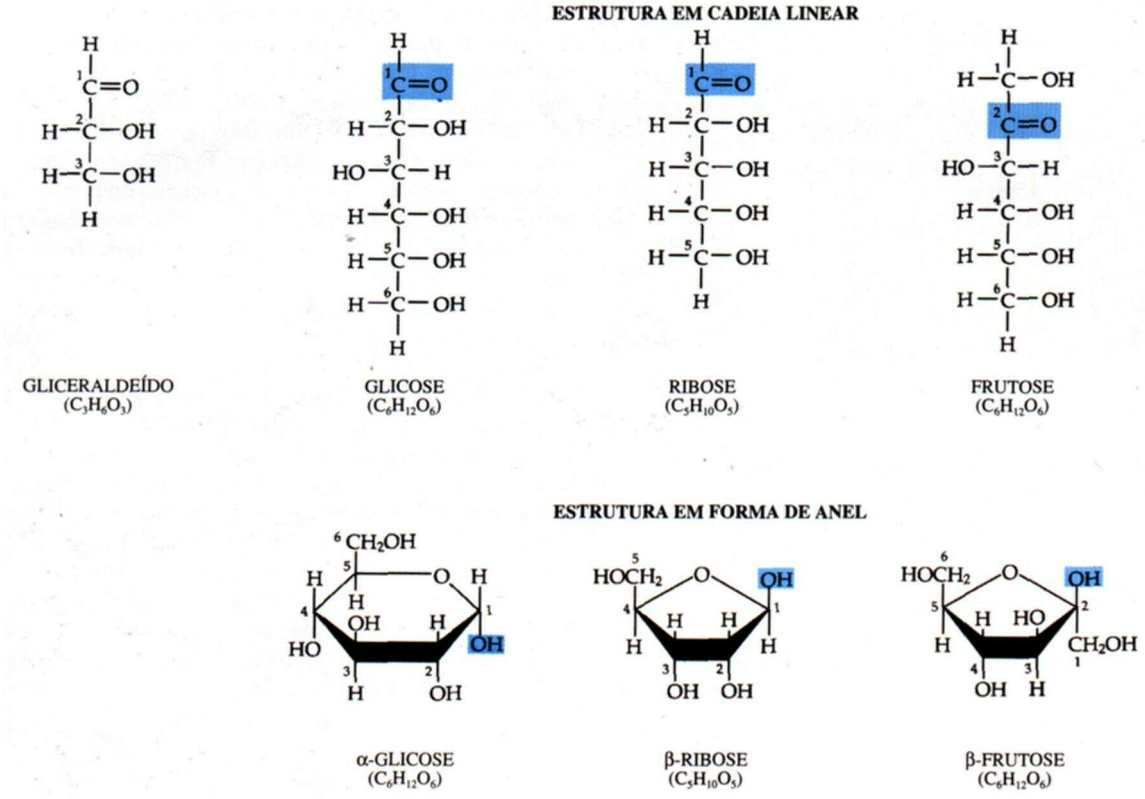
POLISSACARÍDEOS

Polissacarídeos são macromoléculas, polímeros constituídos de monossacarídeos (os monômeros) unidos em longas cadeias. Muitos polissacarídeos são formas de armazenamento de açúcares. O **amido**, que é formado por várias moléculas de glicose, é o principal polissacarídeo de reserva nas plantas (Fig. 3.4), e o glicogênio é o principal açúcar de reserva nos fungos, bactérias e animais. Em algumas plantas — mais notadamente em gramíneas nativas de climas temperados e também algumas dicotiledôneas — os principais polissacarídeos de reserva nas folhas e caules são a sacarose e os polímeros de frutose chamados **frutanos**. Os polissacarídeos devem ser hidrolisados antes de serem utilizados como fontes de energia ou transportados pelos sistemas vivos.

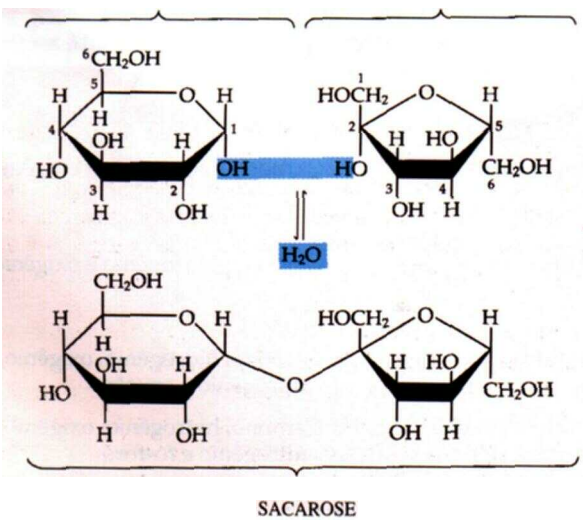
Os polissacarídeos também são importantes componentes estruturais. Nas plantas, o principal polissacarídeo estrutural é a

Quadro 3.2 *Quatro importantes classes de moléculas orgânicas*

Moléculas Orgânicas	Funções	Componentes	Composição por Elementos
Carboidratos	Fonte de energia, material estrutural, unidades formadoras de outras moléculas	Açúcares simples	Carbono, hidrogênio e oxigênio
Lipídios	Fonte de energia, componentes estruturais de membranas, barreira contra a perda de água	Ácidos graxos e glicerol nas gorduras e óleos	Carbono, hidrogênio e oxigênio
Proteínas	Material estrutural, enzimas	Aminoácidos	Carbono, hidrogênio, oxigênio, nitrogênio e enxofre
Ácidos nucléicos	Armazenamento, transmissão, tradução da informação genética; síntese de proteínas	Nucleotídeos (bases nitrogenadas, açúcares e fosfato)	Carbono, hidrogênio, oxigênio, nitrogênio e fósforo

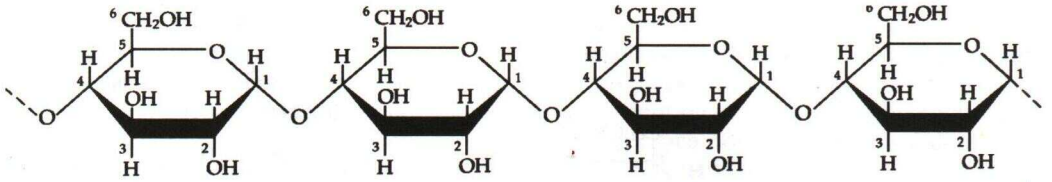


3.2
Exemplos de monossacarídeos biologicamente importantes. Açúcares com cinco carbonos (pentoses) e seis carbonos (hexoses) podem existir tanto na forma de cadeia simples como de anel. A posição ocupada por cada átomo de carbono é numerada. Por convenção, os átomos de carbono dos anéis não são exibidos, e assume-se sua presença em cada canto do anel não ocupado por outro átomo. As letras α (alfa) e β (beta) se referem à posição de um dos grupos –OH na forma do anel, como indicado pela cor. Observe que os grupos exibem ligações verticais projetadas acima e abaixo do plano do anel. As regiões inferiores dos anéis (que são projetadas em sua direção) são mais grossas para sugerir uma orientação tridimensional.



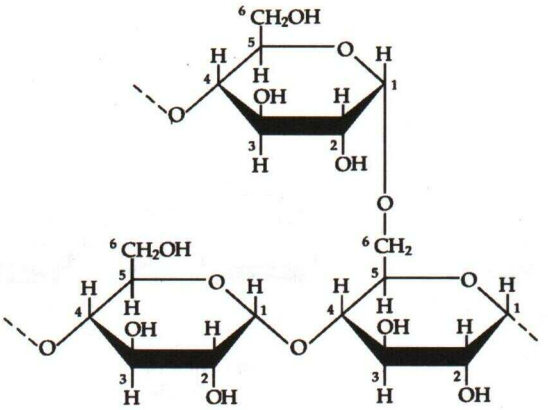
3.3
A reação de condensação que produz o dissacarídeo sacarose, a forma na qual o açúcar é normalmente transportado nas plantas. A sacarose é formada por uma unidades de α-glicose e uma unidade de β-frutose, unidas por uma ligação 1 → 2 (a ligação entre os dois anéis envolve o carbono 1 da glicose e o carbono 2 da frutose). Para representar esta ligação no papel, deve-se girar a fórmula estrutural da β-frutose 180°C (da direita para a esquerda), a qual tem o efeito desconcertante de tudo estar virado de cabeça para baixo aos nossos olhos. Contudo, no mundo tridimensional no qual as moléculas efetivamente existem, a formação desta ligação 1 → 2 não gera problemas.

Como você pode ver, a reação de condensação que produz sacarose envolve a remoção de uma molécula de água. A ruptura da molécula de sacarose em seus monossacarídeos constituintes necessita da adição de uma molécula de água (hidrólise). A formação de sacarose pela glicose e frutose necessita de uma adição de energia de 5,5 quilocalorias por mol pela célula.



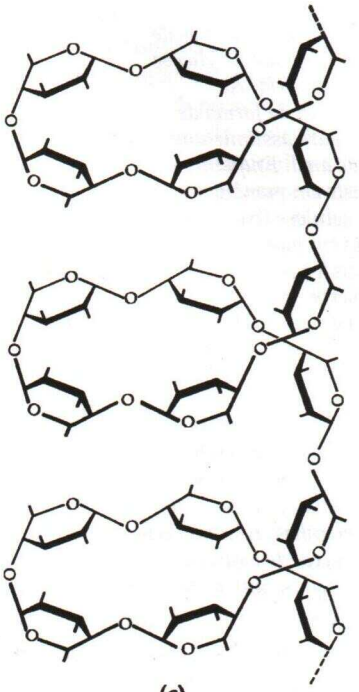
AMILOSE

(a)

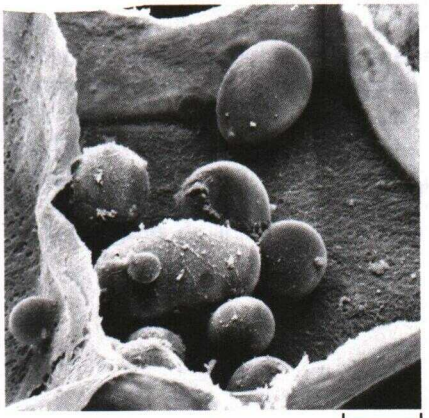


PONTO DE RAMIFICAÇÃO NA AMILOPECTINA

(b)



(c)



(d) 20 μm

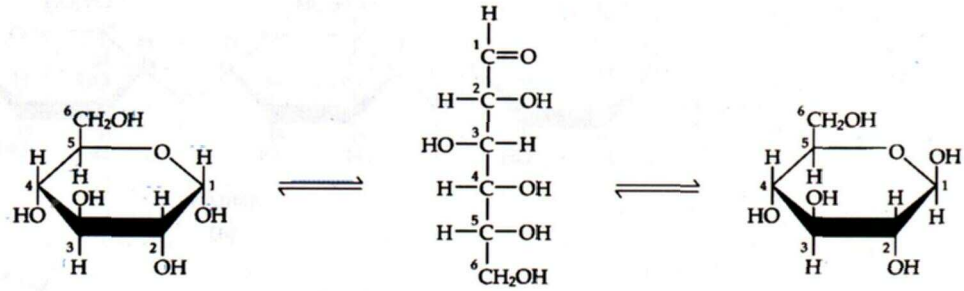
3.4
Na maioria das plantas, os açúcares acumulados são armazenados na forma de amido. O amido é composto por dois tipos diferentes de polissacarídeos: (a) *amilose e* (b) *amilopectina. Uma única molécula de amilose pode conter 1000 ou mais unidades de α-glicose com o carbono 1 de um anel de glicose ligado ao carbono 4 do próximo anel da longa cadeia não ramificada que gira para formar uma hélice* (c)*. Uma molécula de amilopectina pode conter de 1000 a 6000 unidades de α-glicose; pequenas cadeias contendo por volta de 24 a 36 unidades de α-glicose ramificam-se periodicamente da cadeia principal.* (d) *Talvez devido a sua tendência a formar hélices, as moléculas de amido tendem a aglomerar-se em grãos. Nesta elétron-micrografia de varredura de uma única célula de armazenamento de batata (*Solanum tuberosum*), as estruturas esféricas são os grãos de amido, que se organizam em amiloplastos, um grão por amiloplasto.*

celulose (Fig. 3.5). Além disso, a celulose é o polissacarídeo mais abundante na natureza. Apesar de a celulose e o amido serem formados pelos mesmos compostos, o arranjo da longa cadeia de moléculas na celulose a torna rígida, e portanto seu papel bilógico é muito diferente daquele do amido. Também, as ligações entre as unidades de glicose na celulose são diferentes daquelas encontradas no amido, e a celulose não é facilmente hidrolisada pelas enzimas que quebram outros polissacarídeos. Além da celulose, as paredes celulares contêm freqüentemente dois outros tipos de polissacarídeos, as *pectinas* (polissacarídeos pécticos) (Fig. 3.6) e as *hemiceluloses* (Fig. 3.7).

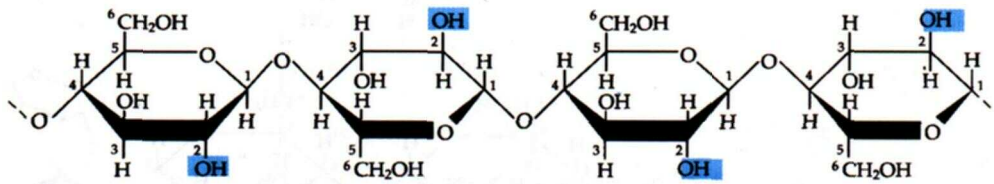
Uma vez que as moléculas de glicose são incorporadas nas paredes celulares sob a forma de celulose, elas não estarão mais disponíveis, como fonte de energia para a planta. De fato, somente algumas bactérias, fungos, protozoários e muito poucos animais (camarupim, por exemplo) possuem sistemas enzimáticos capazes de quebrar as moléculas de celulose. Outros organismos, como o gado (e outros ruminantes), térmitas e baratas, são capazes de utilizar a celulose como uma fonte de energia devido a microrganismos (que possuem os sistemas enzimáticos necessários) que habitam o seu trato digestivo.

A ênfase nos últimos anos na preservação das florestas tropicais do mundo e no plantio de árvores está relacionada em parte ao fato de enormes quantidades de carbono estarem alocadas na forma de celulose, pois este carbono poderia contribuir para o aumento do nível de dióxido de carbono na atmosfera e, por sua vez, contribuir para o "efeito estufa" e o aquecimento global. Mais séria é, entretanto, a extinção de espécies vegetais e outros or-

3.5
(a) *Em sistemas vivos, formas de anel α e β da molécula de glicose ocorrem em equilíbrio. As moléculas passam da forma de cadeia linear para assumir uma das formas de anel. Enquanto o amido consiste em monômeros de α-glicose, a celulose* (b) *consiste inteiramente em monômeros de β-glicose, unidos por ligações 1 → 4. (Observe que as fórmulas estruturais para as unidades alternadas de β-glicose sofreram uma rotação de 180°C, de frente para trás, para mostrar a ligação.) Na celulose, os grupos* −OH *(em cor), que se projetam de ambos os lados da cadeia, formam pontes de hidrogênio com os grupos* −OH *das cadeias vizinhas, resultando na formação de feixes de moléculas paralelas de celulose unidas por interligações* (c).



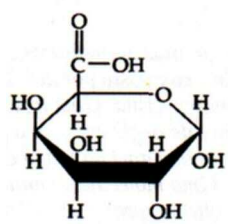
(a)



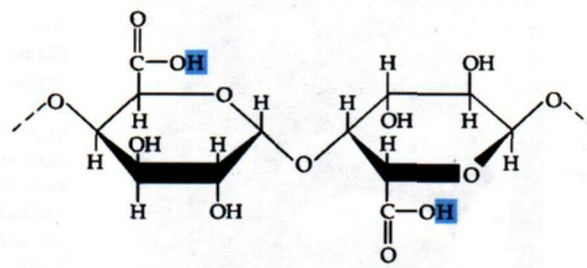
(b)

(c)

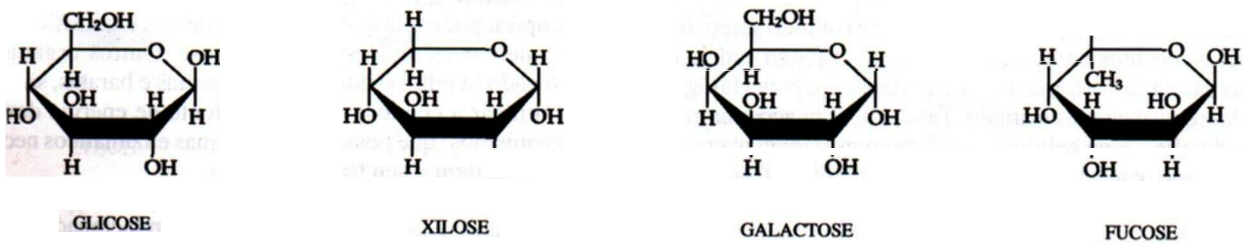
3.6
Compostos pécticos são constituídos de resíduos de ácido α-galacturônico (a), *que é um derivado de glicose. Polímeros deste derivado de açúcar são conhecidos como ácido péctico* (b). *Sais de cálcio e magnésio do ácido péctico formam a maior parte da lamela média, que une células vegetais adjacentes. Na pectina e protopectina, diferentes proporções do hidrogênio dos grupos carboxila (mostrados em cores) são trocadas por grupos metil* ($-CH_3$). *A protopectina é um constituinte comum da parede celular e é menos solúvel do que a pectina, que é comumente encontrada dissolvida nos sucos vegetais.*



(a)



(b)



3.7
Os açúcares constituintes do xiloglucano. O esqueleto do xiloglucano consiste em uma cadeia de resíduos de glicose aos quais as cadeias de resíduos de xilose estão ligadas. Nas dicotiledôneas (um dos dois maiores grupos de plantas com flores), as cadeias laterais podem ser alongadas pela ligação de resíduos de galactose e fucose. Os xiloglucanos têm um papel importante na estabilidade da parede primária devido à formação de pontes de hidrogênio nas microfibrilas de celulose.

ganismos que acompanha a destruição da floresta (ver Caps. 1 e 30).

A *quitina* é um outro polissacarídeo estrutural importante; este é o principal componente estrutural das paredes celulares de fungos e também da cobertura externa relativamente dura, ou exoesqueleto, de insetos e crustáceos. O monômero de quitina é um açúcar de seis carbonos ao qual um grupamento contendo nitrogênio foi adicionado (ver Fig. 12.4).

Lipídios

Os lipídios são as gorduras e substâncias similares. Eles têm duas características principais distintas: (1) são geralmente hidrofóbicos ("temem a água"), e portanto insolúveis em água (apesar de serem solúveis em outros lipídios e em outros solventes hidrofóbicos), e (2) possuem um grande número de ligações carbono-hidrogênio e, como conseqüência, liberam uma maior quantidade de energia na oxidação do que outros compostos orgânicos. Na oxidação, as gorduras liberam, em média, ao redor de 9,3 quilocalorias por grama, em comparação com a liberação de aproximadamente 3,8 quilocalorias por grama de carboidratos. Estas duas características dos lipídios determinam seus papéis como materiais estruturais e como reserva energética.

GORDURAS E ÓLEOS

Gorduras e óleos são formas de armazenamento dos lipídios chamadas **triglicerídeos**. As gorduras são triglicerídeos que são sólidos à temperatura ambiente, enquanto os óleos são líquidos. Nos animais, as gorduras são a forma mais comum de moléculas de reserva de energia. Nas plantas, o excesso de energia é comumente armazenado como amido, e menos freqüentemente como óleo (Fig. 3.8). As células sintetizam gorduras a partir dos açúcares.

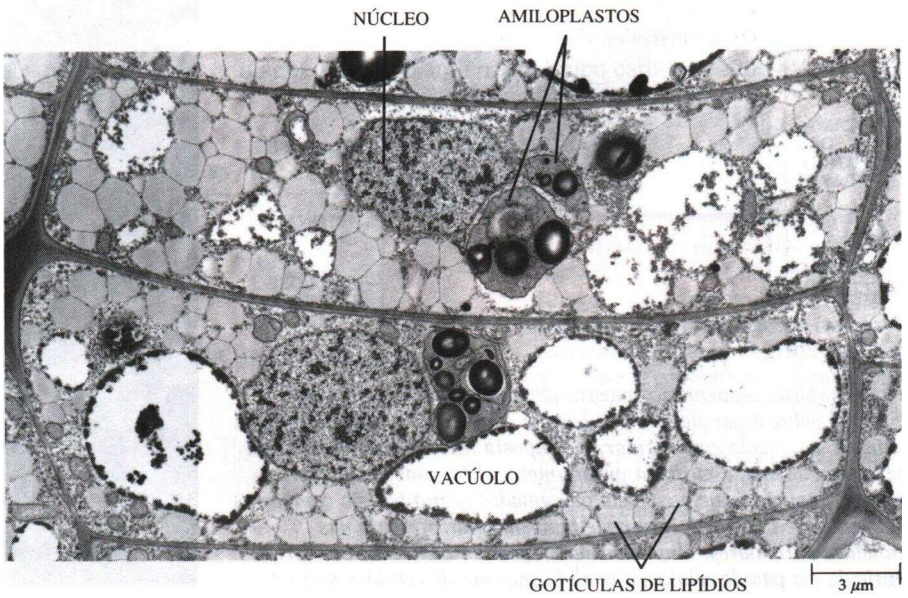
Gorduras e óleos têm estruturas químicas similares (Fig. 3.9). Cada uma consiste em três ácidos graxos ligados a uma molécula de glicerol. Os ácidos graxos são longas cadeias de hidrocarbonetos que carregam um grupo carboxila terminal, conferindo a eles características de ácidos fracos. A carboxila terminal de cada forma de ácido graxo tem uma ligação com a molécula de glicerol: para cada ligação formada, uma molécula de água é liberada de uma maneira similar àquela associada à formação de um dissacarídeo (Fig. 3.3). Na reação reserva, os ácidos graxos podem ser desligados do glicerol por hidrólise.

A natureza física dos triglicerídeos é determinada pelo comprimento da cadeia de ácidos graxos e se estes ácidos são **saturados** ou **insaturados**. Nos ácidos graxos saturados, todos os átomos de carbono estão ligados a tantos átomos de hidrogênio quanto possível. Nos ácidos graxos insaturados, alguns átomos de carbono estão unidos por duplas ligações; tais átomos de carbono são capazes de formar ligações adicionais com outros átomos (daí o termo "insaturado"). A presença de duplas ligações tende a diminuir o ponto de fusão da molécula, e portanto triglicerídeos contendo ácidos graxos insaturados tendem a ser líquidos (óleos) à temperatura ambiente. Exemplos encontrados nas plantas são o óleo de açafrão, óleo de amendoim e o óleo de milho. Os triglicerídeos encontrados nos animais tendem a ter mais ácidos graxos saturados e portanto são sólidos (por exemplo, banha e manteiga) à temperatura ambiente.

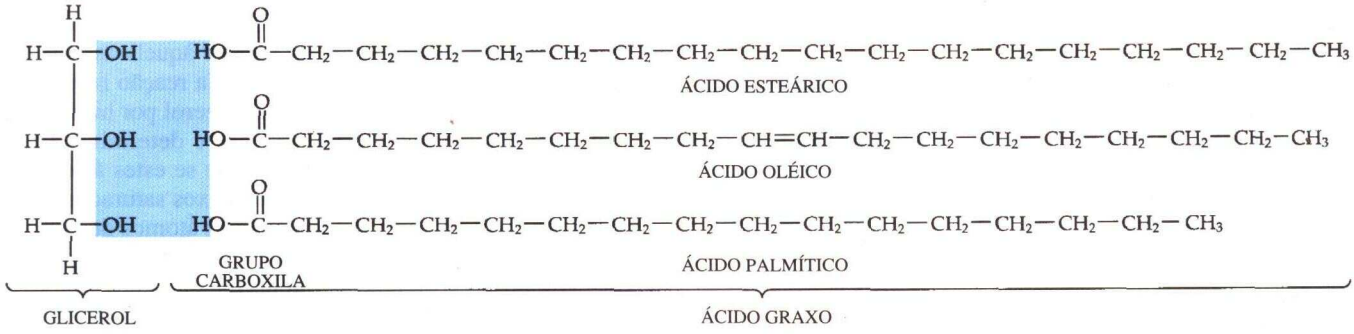
CUTINA, SUBERINA E CERAS

Como mencionado no Cap. 2, **cutina** e **suberina** são os únicos polímeros insolúveis de lipídios que são componentes estruturais importantes de várias paredes celulares vegetais. (A suberina também contém um componente semelhante à lignina.) A maior função desses polímeros é formar a matriz na qual as **ceras** — compostos lipídicos de cadeia longa — estão embebidas. Juntas, as combinações cutina-cera ou suberina-cera formam camadas protetoras que auxiliam na prevenção da perda de água e outras moléculas das partes aéreas, ou regiões acima do solo, da planta. As ceras, em particular, constituem a maior barreira.

A cutina, junto com a cera embebida, forma a **cutícula**, que cobre as paredes externas das células epidérmicas (ver Cap. 1). Como visto na Fig. 3.10, a cutícula consiste em várias camadas. A primeira camada é composta de ceras depositadas sobre a superfície como uma cera epicuticular (Fig. 3.11). Abaixo da cera epicuticular está a cutícula propriamente dita, que consiste na cera cuticular e cutina. Esta camada pode ser seguida por uma ou mais camadas, chamadas de camadas cuticulares consistindo em ce-



3.8
Duas células cambiais de caule subterrâneo (cormo) de Isoetes muricata. *Durante o inverno estas células contêm uma grande quantidade de óleo armazenado na forma de gotículas de lipídios. Além disso, carboidratos na forma de grãos de amido são armazenados dentro de amiloplastos. Vários vacúolos podem ser vistos em cada uma dessas células. O material denso delineando os vacúolos é tanino.*



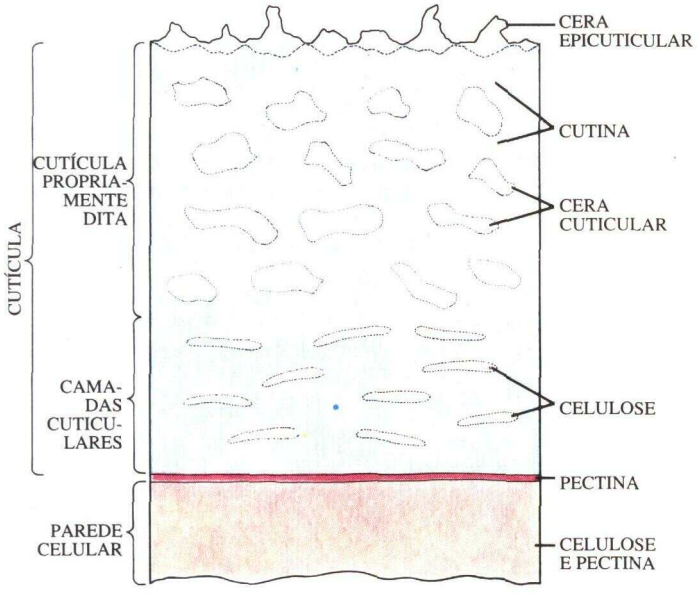
3.9
Uma molécula de gordura consiste em três ácidos graxos unidos a uma molécula de glicerol (daí o termo triglicerídeo). A longa cadeia hidrocarbonada de cada ácido graxo termina num grupo carboxila (−COOH), que se torna ligado covalentemente a uma molécula de glicerol. Cada ligação é formada quando uma molécula de água (em cores) é removida (condensação). As propriedades físicas da gordura — como o seu ponto de fusão — são determinadas pelos comprimentos das cadeias dos ácidos graxos e se estas cadeias são saturadas ou insaturadas. Três diferentes ácidos graxos são mostrados aqui. O ácido esteárico e o ácido palmítico são saturados, e o ácido oléico é insaturado, como você pode ver pela dupla ligação na sua cadeia hidrocarbonada.

lulose, cutina e cera. Finalmente, uma camada de pectina pode ocorrer entre a cutícula e a parede celular.

A suberina, o maior componente das paredes celulares de cortiça, é também encontrada nas estrias de Caspary das células endodérmicas e nas paredes das células da bainha do feixe nas folhas de gramíneas (ver Cap. 23). Como visto na elétron-micrografia, as paredes suberinizadas têm uma aparência lamelar, ou em camadas, com bandas claras alternando com bandas escuras (Fig. 3.12). As bandas claras acredita-se serem compostas de cera, e as bandas escuras, de suberina. Muitas cutículas também têm uma aparência lamelar.

FOSFOLIPÍDIOS

Os fosfolipídios — vários compostos nos quais o glicerol está ligado a somente dois ácidos graxos, e com a terceira posição sobre a molécula de glicerol ocupada por um grupo fosfato (Fig.



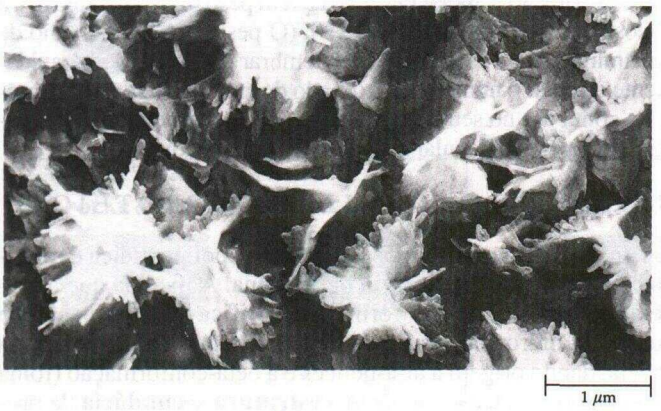
3.10
Representação esquemática mostrando as diversas camadas de cutícula sobre a parede externa de uma célula epidérmica. A camada externa, a camada epicuticular, é composta inteiramente de cera. A segunda camada, a cutícula propriamente dita, consiste em cera e cutina, enquanto que a camada ou camadas seguintes são compostas de celulose e cutina. A cera pode também estar presente nas camadas cuticulares. Uma camada de pectina pode ocorrer entre a cutícula e a parede celular, a qual é composta de celulose pectina.

Datação por Carbono Radioativo

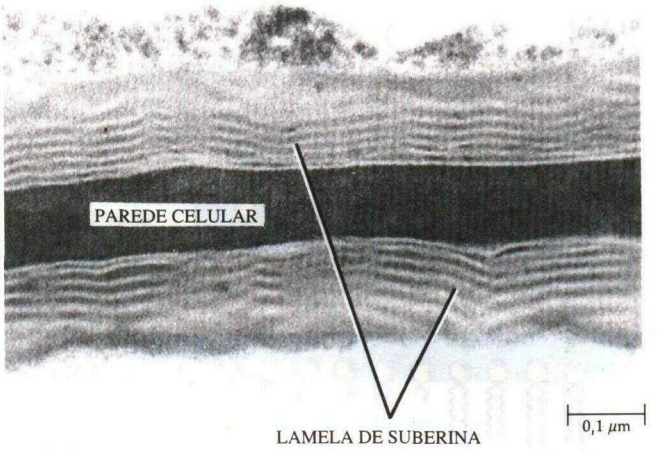
Todos os compostos orgânicos contêm carbono. Inicialmente todos os carbonos existiram na forma de dióxido de carbono e entraram, nos organismos vivos, por meio da fotossíntese. A maioria dos átomos de carbono presentes no dióxido de carbono tem um peso atômico de 12 (^{12}C), mas uma proporção fixa dos átomos de carbono são carbono 14 (^{14}C), um isótopo radioativo do carbono.

O carbono 14 é produzido como resultado do bombardeamento de partículas de alta energia do espaço externo e ocorre em pequenas quantidades como dióxido de carbono pesado. As células vegetais usam dióxido de carbono para fazer carboidratos e outras moléculas orgânicas, aceitando $^{14}CO_2$ praticamente como $^{12}CO_2$. Todos os animais são dependentes direta ou indiretamente dos produtos do metabolismo vegetal para a alimentação; conseqüentemente, uma proporção fixa de átomos de carbono nos tecidos de todos os organismos vivos é o carbono 14 radioativo. Após a morte, não há mais a ingestão de carbono e as proporções mudam, com o carbono 14 decaindo vagarosamente e a quantidade de carbono 12 mantendo-se constante. O carbono 14 tem uma meia-vida de 5.730 anos, então um fóssil dessa época deve conter exatamente a metade do carbono 14 de uma planta viva. Objetos como fósseis ou mesmo estruturas feitas de madeira ou de outros materiais derivados de seres vivos podem ser datados com certa acurácia pela medição da proporção ^{14}C para ^{12}C.

A datação por carbono radioativo é particularmente útil no estudo de achados arqueológicos. Este método de datação depende da suposição de que a proporção de ^{14}C para ^{12}C tenha permanecido constante na atmosfera dentro do período de tempo sob estudo. Testes nucleares na atmosfera tornaram impossível para os futuros arqueólogos datar a história atual desta maneira.



3.11
Elétron-micrografia de varredura da superfície foliar superior de Eucaliptus cloeziana, *mostrando depósitos de cera epicuticular. Abaixo desses depósitos está a cutícula, uma camada de revestimento, das paredes externas das células epidérmicas contendo cera. As ceras auxiliam na proteção das superfícies vegetais expostas contra a perda de água.*



3.12
Elétron-micrografia mostrando a lamela de suberina nas paredes entre duas células de cortiça da batata (Solanum tuberosum). Observe a alternância de bandas claras e escuras, que são interpretadas como sendo constituídas por cera e suberina, respectivamente.

3.13) — estão fortemente relacionados aos triglicerídeos. Os fosfolipídios são muito importantes na estrutura celular, particularmente nas membranas celulares.

A terminação fosfato da molécula fosfolipídica é hidrofílica ("gosta de água") e portanto é solúvel em água, ao contrário dos ácidos graxos hidrofóbicos. Se os fosfolipídios são adicionados à água, eles tendem a formar um filme ao longo de sua superfície, com suas cabeças polares sob a água e suas cadeias de ácidos graxos insolúveis (caudas) projetando-se acima da superfície (Fig. 3.14a). No meio interno aquoso da célula, os fosfolipídios tendem a se alinhar em camadas duplas, com os ácidos graxos insolúveis orientados um para o outro e as terminações fosfato direcionadas para fora (Fig. 3.14b). Tais configurações são importantes na estrutura das membranas celulares (ver Cap.4).

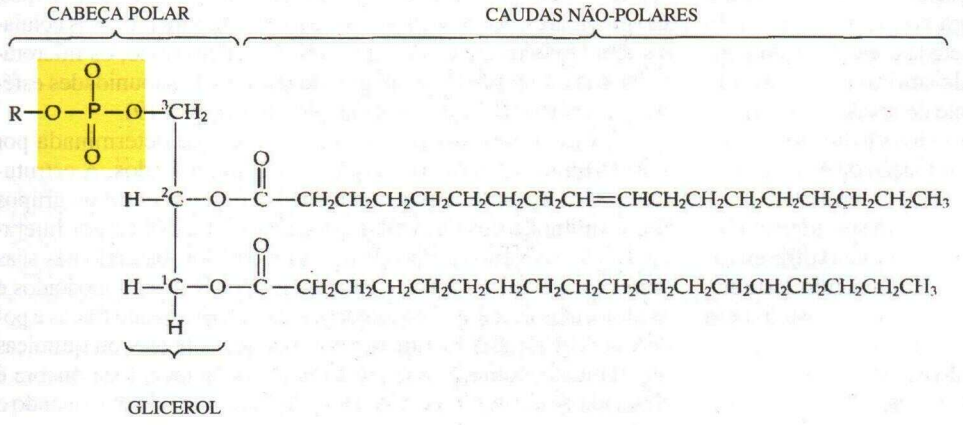
Proteínas

As proteínas são polímeros de moléculas que contêm nitrogênio conhecidas como **aminoácidos**. O mesmo conjunto básico de 20 aminoácidos é utilizado na formação de todas as proteínas, mas devido à complexidade e tamanho das moléculas protéicas — freqüentemente contendo várias centenas de aminoácidos — o número de seqüências de aminoácidos, e conseqüentemente a possibilidade de variação das moléculas de proteína, é enorme. Como mostrado abaixo, a seqüência de aminoácidos na proteína é muito importante, pois ela determina a estrutura e portanto a função daquela proteína. Uma única célula da bactéria *Escherichia coli* contém de 600 a 800 tipos diferentes de proteínas, e na célula vegetal ou animal este número será provavelmente maior.

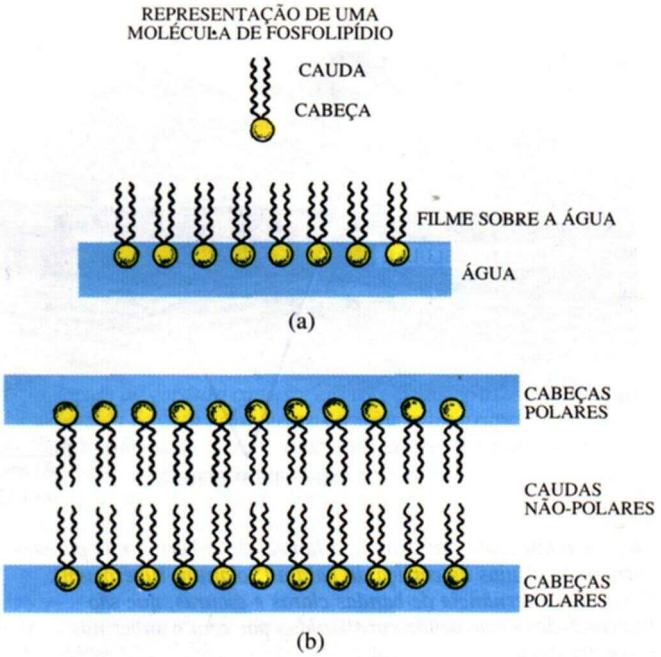
Nas plantas, a maior concentração de proteínas é encontrada em algumas sementes, onde mais de 40% do peso seco são compostos por proteínas. Estas proteínas parecem funcionar como formas de armazenamento de aminoácidos que são utilizadas pelo embrião quando este reinicia o crescimento dada a germinação da semente.

AMINOÁCIDOS

Todos os aminoácidos têm a mesma estrutura básica, consistindo em um grupo amino, um grupo carboxila e um átomo de hi-



3.13
Uma molécula de fosfolipídio é constituída por dois ácidos graxos ligados a uma molécula de glicerol, como em uma gordura, e um grupo fosfato (em cores) ligado ao terceiro carbono do glicerol. O grupo fosfato geralmente contém um grupo químico adicional, indicado pela letra R. As caudas dos ácidos graxos são não-polares e não-carregadas e por isso hidrofóbicas (insolúveis em água); a cabeça polar que contém o fosfato e o grupo R é hidrofílica (solúvel em água).



3.14
(a) *Devido ao fato de os fosfolipídios terem cabeças hidrossolúveis e caudas não-hidrossolúveis, eles tendem a formar um filme fino sobre a superfície aquosa, com suas caudas se projetando acima da água.* (b) *Circundados por água, os fosfolipídios arranjam-se espontaneamente em duas camadas, com suas cabeças hidrofílicas dirigindo-se para fora (em direção à água) e suas caudas hidrofóbicas para dentro (fora do contato com a água). Este arranjo constitui a estrutura básica das membranas celulares.*

drogênio ligados ao átomo de carbono central. Além disso, todo aminoácido tem um grupo "R" — um átomo ou um grupo de átomos — ligado ao carbono central (Fig. 3.15a, b). É este grupo R que determina a identidade de um aminoácido em particular. A Fig. 3.15c mostra a estrutura completa dos 20 aminoácidos encontrados nas proteínas. Os aminoácidos são agrupados de acordo com sua polaridade e carga elétrica, que são importantes na determinação das propriedades dos vários aminoácidos e, em particular, das proteínas formadas das suas combinações.

POLIPEPTÍDEOS

Uma cadeia de aminoácidos é conhecida como um **polipeptídeo**. Como no caso de polissacarídeos e triglicerídeos, uma molécula de água é removida para formar cada ligação na cadeia. O grupo amino de um aminoácido sempre se liga ao grupo carboxil do aminoácido seguinte; esta ligação é conhecida como **ligação peptídica** (Fig. 3.16). As subunidades de aminoácidos de um polipeptídeo são chamadas freqüentemente de resíduos de aminoácidos. Devido à maneira como os aminoácidos são ligados, existe sempre um grupo amino livre em uma terminação da cadeia (o N-terminal) e um grupo carboxil livre na outra (o C-terminal).

As cadeias polipeptídicas podem também ser interligadas por pontes dissulfídicas, onde ligações covalentes enxofre-enxofre são formadas entre duas moléculas do aminoácido cisteína. Uma ponte dissulfídica pode ligar dois resíduos de cisteína em uma mesma cadeia polipeptídica ou em cadeias diferentes.

As proteínas são grandes polipeptídeos; estas têm peso molecular na faixa de 10^4 (10.000) até mais do que 10^6 (1.000.000). Em comparação, a molécula de água tem peso molecular de 18, e a glicose tem peso molecular de 180. (O peso molecular médio de um aminoácido é de 120; se você lembrar da figura, pode rapidamente calcular o número aproximado de aminoácidos de uma proteína com base no seu peso molecular. O modo pelo qual é determinado o peso molecular está descrito no Apêndice A.)

NÍVEIS DE ORGANIZAÇÃO PROTÉICA

A seqüência de aminoácidos numa cadeia polipeptídica é referida como **estrutura primária** da proteína. À medida que as cadeias polipeptídicas são formadas, verifica-se a formação de pontes de hidrogênio entre as ligações peptídicas ao longo da cadeia, dando origem a alfa-hélices e à beta-conformação (folha pregueada), as quais compõem a **estrutura secundária** da proteína . Algumas combinações de alfa-hélices e beta-conformação (folha pregueada) podem ser dobradas para produzir uma molécula de proteína "globular" (**estrutura terciária**). Finalmente, as cadeias polipeptídicas de uma proteína com duas ou mais cadeias podem interagir formando uma **estrutura quaternária**.

Estrutura Primária

A estrutura primária de uma proteína é simplesmente a seqüência linear de aminoácidos de uma cadeia polipeptídica (Figs. 3.16 e 3.18a). Cada tipo de proteína tem uma estrutura primária diferente — uma única palavra (proteína) consiste em uma única seqüência de letras (aminoácidos).

Estrutura Secundária

A estrutura secundária mais comum é a *alfa-hélice*, que lembra uma escada em espiral (Figs. 3.17a e 3.18b). A alfa-hélice é rígida e muito uniforme em sua geometria, com uma volta da hélice ocorrendo a cada 3,6 aminoácidos. A estrutura rígida é mantida pelas pontes de hidrogênio através das sucessivas voltas da espiral, com cada ligação peptídica ligada regularmente por uma ponte de hidrogênio a outra ligação peptídica mais próxima da cadeia.

Na *β-conformação* (folhas pregueadas) não há pontes de hidrogênio entre as ligações peptídicas dentro da cadeia. Ao invés disso, pontes de hidrogênio ocorrem entre ligações peptídicas de cadeias polipeptídicas adjacentes (Fig. 3.17b).

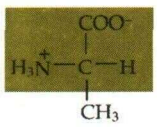
Estruturas Terciária e Quaternária

As cadeias polipeptídicas também podem dobrar-se para formar estruturas globulares — a estrutura terciária da proteína (Fig. 3.18c). A maioria das proteínas biologicamente ativas, como as enzimas, são globulares. As proteínas especializadas das membranas celulares têm também uma estrutura globular. Além disso, os microtúbulos são compostos por um grande número de subunidades esféricas, e cada qual é uma proteína globular (Fig. 3.19).

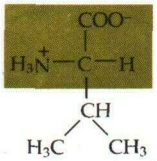
A *estrutura terciária* de uma proteína é determinada por sua estrutura primária, ou seqüência de aminoácidos. A estrutura terciária é mantida por pontes de hidrogênio entre os grupos R dos aminoácidos em voltas adjacentes da cadeia e por interações entre os vários grupos R dos aminoácidos, baseado nas suas várias cargas (Fig. 3.15c), e entre os grupos R dos aminoácidos e as moléculas de água. Essas ligações são relativamente fracas e podem ser quebradas facilmente por mudanças físicas ou químicas no ambiente, como o calor ou aumento de acidez. Esta quebra é chamada de *desnaturação*. A coagulação da clara do ovo quando o

(a) (b)

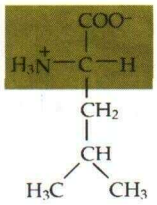
NÃO POLAR (HIDROFÓBICO)



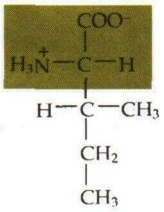
ALANINA (ALA)



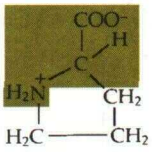
VALINA (VAL)



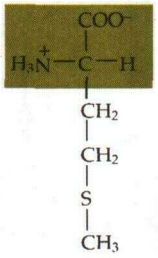
LEUCINA (LEU)



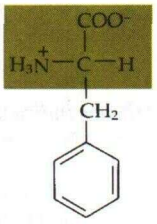
ISOLEUCINA (ILE)



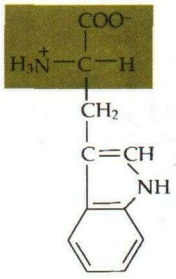
PROLINA (PRO)



METIONINA (MET)

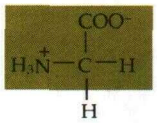


FENILALANINA (PHE)

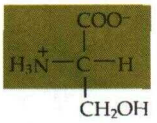


TRIPTOFANO (TRP)

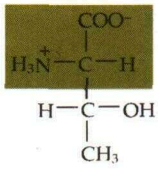
POLAR, NÃO CARREGADO (HIDROFÍLICO)



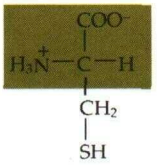
GLICINA (GLY)



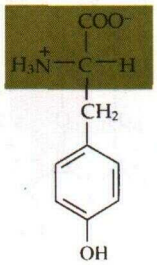
SERINA (SER)



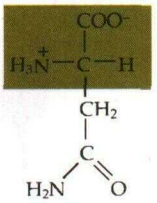
TREONINA (THR)



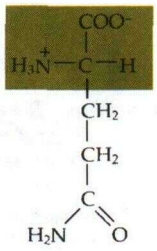
CISTEÍNA (CYS)



TIROSINA (TYR)

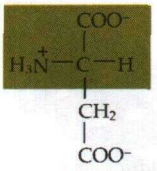


ASPARAGINA (ASN)

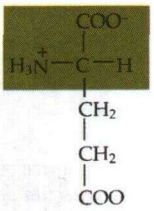


GLUTAMINA (GLN)

ÁCIDO, NEGATIVAMENTE CARREGADO (HIDROFÍLICO)

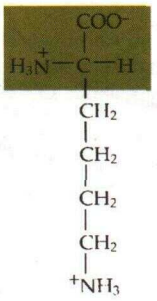


ASPARTATO (ASP)

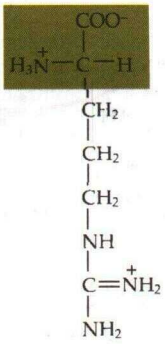


GLUTAMATO (GLU)

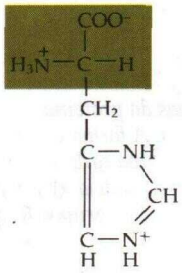
BÁSICO, POSITIVAMENTE CARREGADO (HIDROFÍLICO)



LISINA (LYS)



ARGININA (ARG)

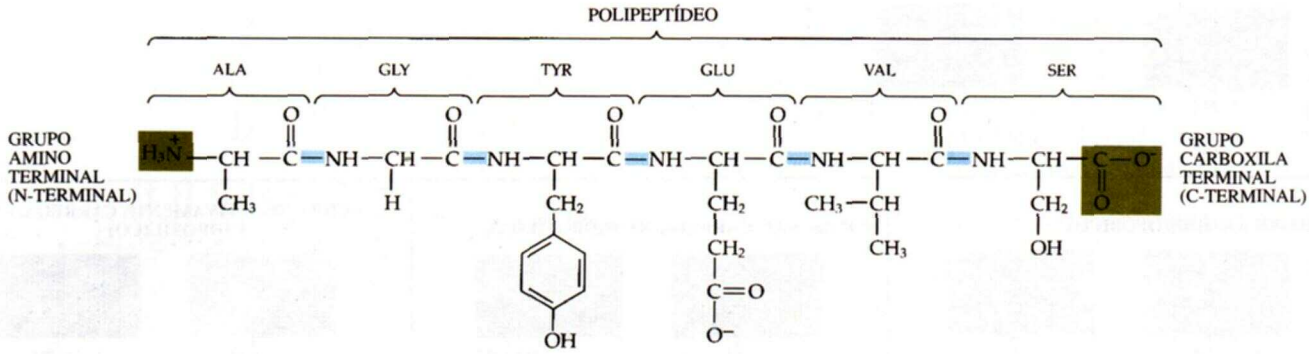


HISTIDINA (HIS)

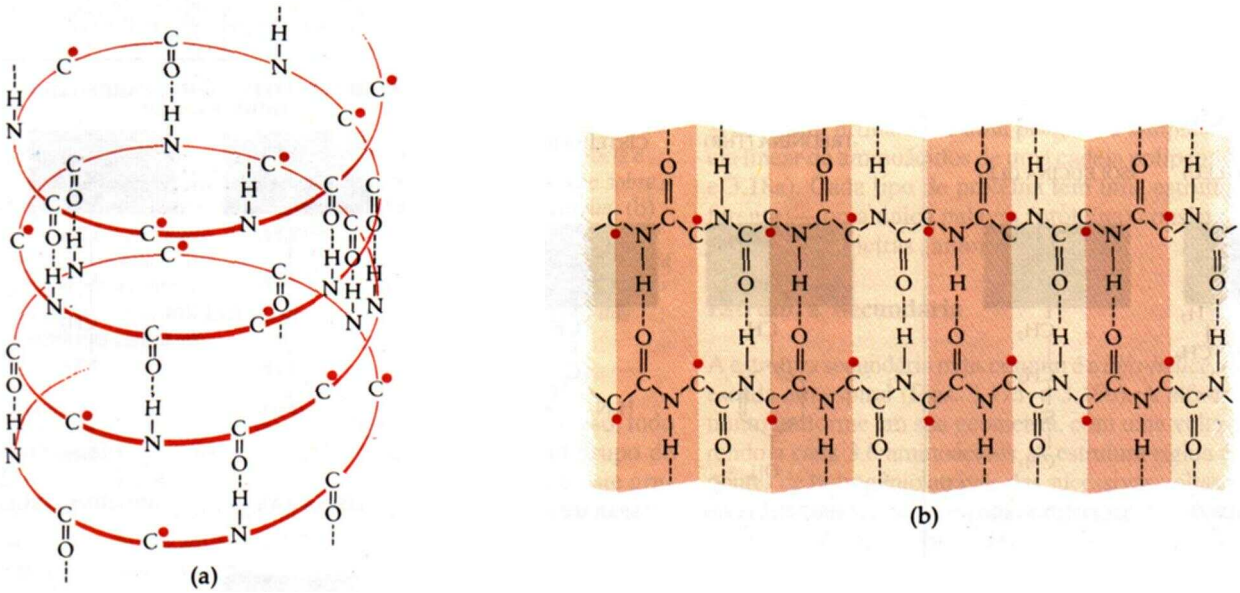
(c)

3.15

(a) *Fórmula geral de um aminoácido. Todos os aminoácidos contêm um grupo amino* ($-NH_2$) *e um grupo carboxila* ($-COOH$) *ligados ao átomo de carbono central. Um átomo de hidrogênio e um grupo lateral (R) também estão ligados a este mesmo átomo de carbono. Esta estrutura básica é a mesma para todos os aminoácidos. O grupo lateral é diferente para cada tipo de aminoácido.* (b) *Em pH 7,0, tanto o grupo amino quanto o grupo carboxila estão ionizados.* (c) *Os 20 aminoácidos utilizados para compor as proteínas. Como você pode ver, a estrutura essencial é a mesma em todas as 20 moléculas, mas o grupo lateral difere. Aminoácidos com grupos laterais polares não carregados são relativamente hidrofílicos e estão geralmente do lado de fora das proteínas, enquanto que as cadeias laterais de aminoácidos não polares tendem a se agregar no lado de dentro. Aminoácidos com grupos laterais ácidos e básicos são muito polares, e eles são praticamente sempre encontrados no lado de fora das moléculas protéicas.*



3.16
As ligações entre os resíduos de aminoácidos são conhecidas como ligações peptídicas (azul). As ligações peptídicas são formadas pela remoção de uma molécula de água (condensação). As ligações sempre são formadas entre o grupo carboxil ($-COO^-$) de um aminoácido e o grupo amino ($-NH_3^+$) do aminoácido seguinte. Conseqüentemente, a estrutura básica da proteína é uma longa molécula não-ramificada. Este arranjo linear é conhecido como estrutura primária da proteína.



3.17
Estruturas secundárias da proteína. (a) *A alfa-hélice. Nesta representação, os grupos R e os átomos* H *foram omitidos dos carbonos indicados pelos pontos vermelhos. A forma de hélice é mantida por pontes de hidrogênio, indicadas pelas linhas pontilhadas. As pontes formadas entre o átomo de oxigênio do grupo carboxila de uma ligação peptídica e o hidrogênio do grupo amino de uma outra ligação ocorre a cada quatro aminoácidos ao longo da cadeia.* (b) *A β-conformação (folha pregueada). As folhas são formadas por pontes de hidrogênio entre os átomos do esqueleto do polipeptídeo; os grupos R, que estão ligados aos carbonos indicados pelos pontos vermelhos, se projetam acima e abaixo do plano da folha.*

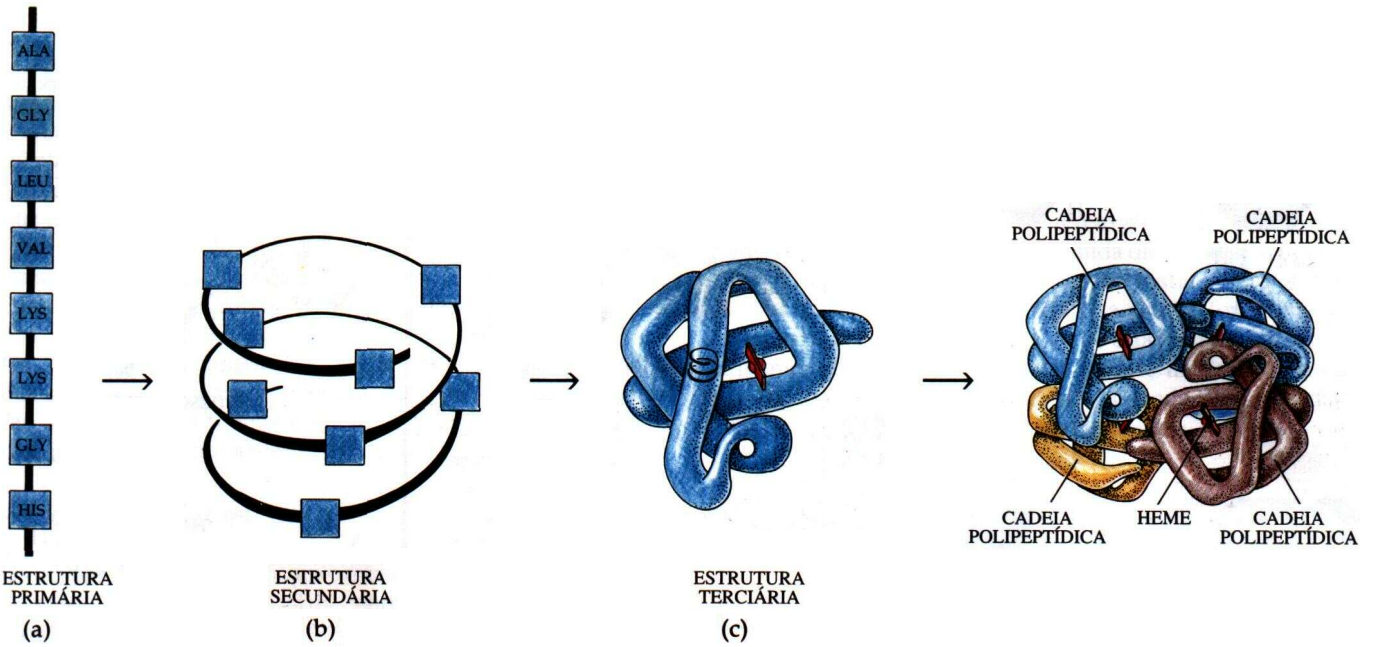
ovo é cozido é um exemplo comum de desnaturação protéica. Quando as proteínas são desnaturadas, as cadeias polipeptídicas são desdobradas, causando a perda da atividade biológica da proteína. Os organismos não podem viver em temperaturas extremamente altas, pois suas enzimas e outras proteínas tornam-se instáveis e não-funcionais devido à desnaturação.

Muitas proteínas são compostas por mais de uma cadeia polipeptídica. Estas cadeias podem ser ligadas uma a outra por pontes de hidrogênio, pontes dissulfídicas, forças hidrofóbicas, atração entre cargas positivas e negativas ou, mais freqüentemente, pela combinação desses tipos de interações. Este nível de organização das proteínas, que envolve a interação de dois ou mais polipeptídeos, é chamado de *estrutura quaternária* (Fig. 3.18d).

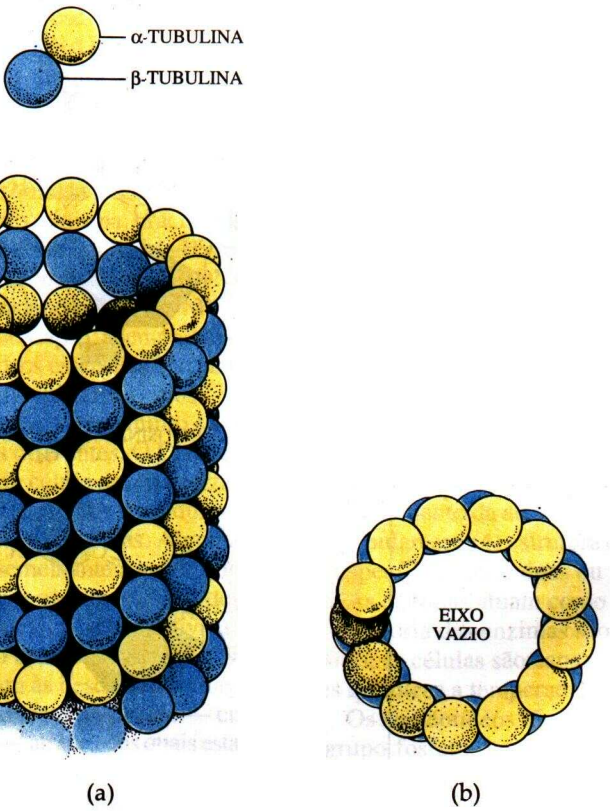
ENZIMAS

As **enzimas** são proteínas globulares, grandes e complexas que agem como *catalisadores,* substâncias que aceleram a velocidade de uma reação química pela diminuição da energia de ativação (ver Apêndice A), mas se mantêm inalteradas durante o processo. Por se manterem inalterados, os catalisadores podem ser utilizados várias vezes e comumente são eficazes em quantidades muito pequenas.

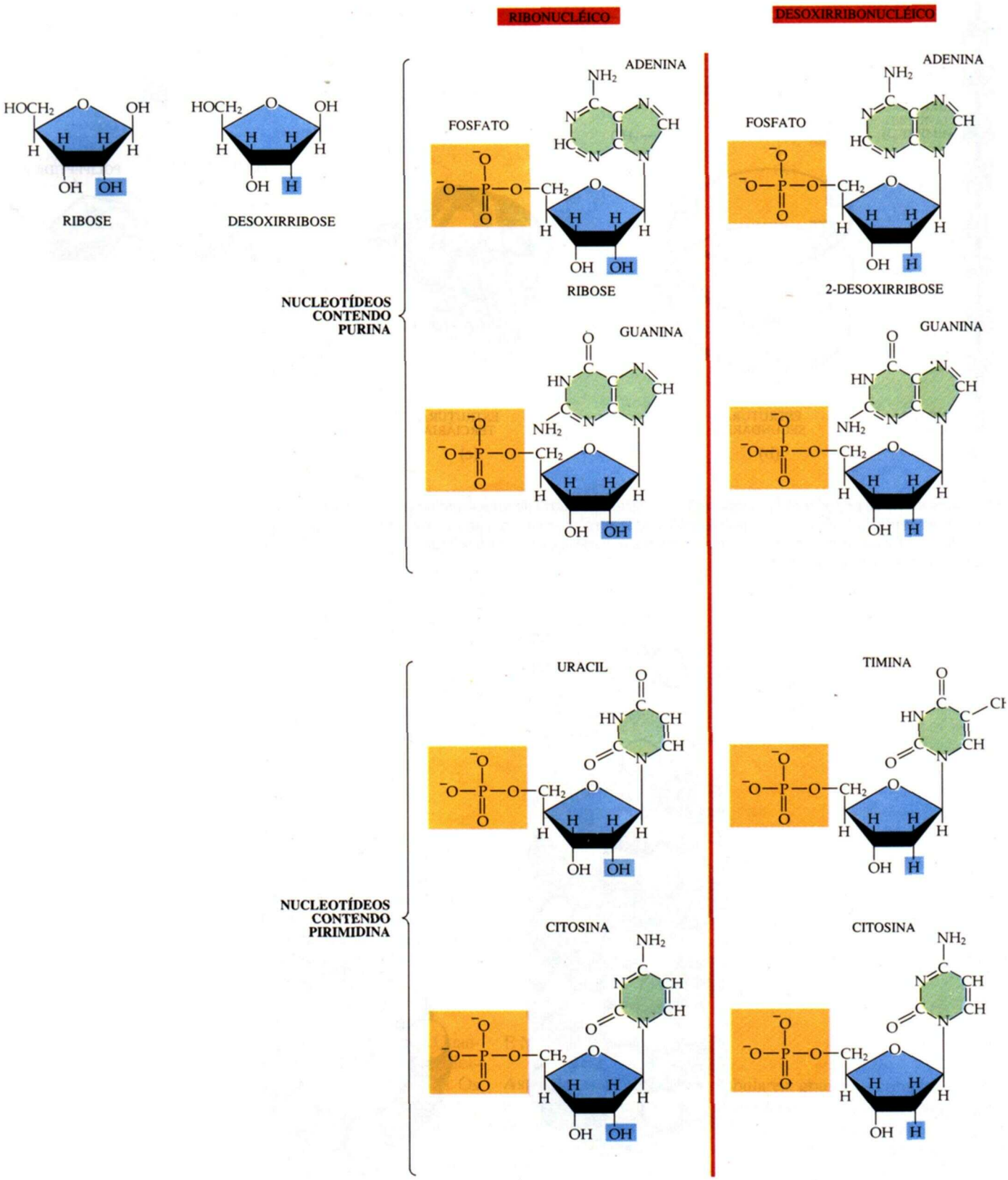
No laboratório, as velocidades das reações químicas são normalmente aceleradas (até certo ponto) pelo aquecimento que aumenta a força e a freqüência de colisão entre as moléculas. Na natureza, entretanto, centenas de reações diferentes acontecem na



3.18
Os quatro níveis de organização protéica. (a) *A estrutura primária de uma proteína consiste em uma seqüência linear de aminoácidos unidos por ligações peptídicas.* (b) *A cadeia polipeptídica pode enrolar-se em uma alfa-hélice, uma forma de estrutura secundária.* (c) *A alfa -hélice dobra-se para formar uma estrutura globular, tridimensional, a estrutura terciária.* (d) *A combinação de várias cadeias em uma única molécula funcional é a estrutura quaternária.*



3.19
Os microtúbulos têm vários papéis na biologia da célula (Cap. 3). (a) *Vista longitudinal da porção curta do microtúbulo, que é constituído por um complexo de duas proteínas, alfa e beta-tubulina, para formar 13 "profilamentos" verticais ao redor de um eixo vazio. As subunidades se unem primeiro para formar um dímero solúvel. Em seguida, os dímeros juntam-se em túbulos ocos que são insolúveis.* (b) *Secção transversal de um microtúbulo mostrando os perfis dos 13 profilamentos.*



3.20
As unidades que formam o DNA e o RNA. Cada unidade de nucleotídeo contém um grupo fosfato, um açúcar e uma base nitrogenada, que pode ser uma purina ou uma pirimidina. As purinas no DNA e RNA são as mesmas, mas uma das pirimidinas no DNA é a timina, enquanto que seu correspondente no RNA é a uracila. A única outra diferença entre o DNA e o RNA é a presença de um átomo de oxigênio a mais no açúcar (ribose) que compõe os nucleotídeos do RNA. Como descrito no Cap. 8, entretanto, os papéis biológicos desses dois ácidos nucléicos são totalmente diferentes.

célula ao mesmo tempo, e o aquecimento poderia acelerar todas estas reações indiscriminadamente. Contudo, o calor pode dissolver lipídios, desnaturar proteínas e ter geralmente efeitos destrutivos na célula. Devido às enzimas, as células são capazes de conduzir reações químicas a grande velocidade e a temperaturas relativamente baixas. Se as enzimas não estivessem presentes, as reações ainda assim poderiam ocorrer, no entanto a velocidade seria tão lenta que os efeitos seriam insignificantes.

O nome das enzimas é formado muitas vezes pela adição do sufixo *-ase* à raiz do nome do substrato (a molécula ou moléculas de reação). A amilase catalisa a hidrólise da amilose (amido), e a sacarose catalisa a hidrólise da sacarose em glicose e frutose. Aproximadamente 2.000 enzimas diferentes são conhecidas hoje em dia, e cada uma delas é capaz de catalisar alguma reação específica. O comportamento das enzimas nas reações biológicas é explicado posteriormente no Cap. 5.

Ácidos Nucléicos

Os **ácidos nucléicos** codificam e traduzem a informação necessária para formar as estruturas da enorme variedade de moléculas protéicas encontradas nos organismos vivos. Como as proteínas são formadas por longas cadeias de aminoácidos, os ácidos nucléicos consistem em longas cadeias de **nucleotídeos**. Um nucleotídeo, contudo, é uma molécula mais complexa do que um aminoácido. Como mostrado na Fig. 3.20, ele consiste em três subunidades: um grupo fosfato, um açúcar de cinco carbonos e uma base nitrogenada — a molécula que tem propriedades de uma base e contém nitrogênio.

O açúcar de um nucleotídeo pode ser a ribose ou a desoxirribose (Fig. 3.20). A ribose é o açúcar presente nos nucleotídeos que formam o **ácido ribonucléico (RNA)**, e a desoxirribose é o açúcar presente nos nucleotídeos que formam o **ácido desoxirribonucléico (DNA).**

Cinco bases nitrogenadas diferentes são encontradas nos nucleotídeos que são as unidades básicas dos ácidos nucléicos. Duas destas, adenina e guanina, têm a estrutura formada por dois anéis e são conhecidas como *purinas*. As outras três, citosina, uracila e timina, têm um único anel em sua estrutura e são conhecidas como *pirimidinas*. Adenina, guanina e citosina são encontradas tanto no DNA quanto no RNA, enquanto a timina é encontrada somente no DNA e a uracila somente no RNA. Como será visto no Cap. 5, adenina e ribose também foram encontradas em nucleotídeos essenciais que participam das reações químicas que ocorrem nos sistemas vivos.

Apesar de seus componentes químicos serem muito similares, DNA e RNA têm papéis biológicos diferentes. O DNA é o constituinte primário dos cromossomos da célula e caracteriza a mensagem genética. A função primária do RNA é traduzir a mensagem genética presente no DNA para as proteínas. Algumas moléculas de RNA funcionam de modo semelhante a catalisadores enzimáticos (às vezes sendo chamados de riboenzimas). A descoberta da estrutura e função dos ácidos nucléicos é sem dúvida o maior triunfo da abordagem molecular do estudo da biologia. Na seção 2, traçaremos os eventos que levaram às descobertas-chave e analisaremos em detalhes alguns maravilhosos processos — cujos detalhes ainda estão sendo investigados — através dos quais estas moléculas desempenham suas funções.

Outros Derivados de Nucleotídeos

Nucleotídeos e compostos derivados deles têm várias funções dentro da célula. Dois derivados de grande importância são o ATP (adenosina trifosfato) e ADP (adenosina difosfato) (ver a Fig. 5.10). Praticamente todas as trocas de energia dentro da célula envolvem a transferência de grupos fosfato; ATP e ADP são as moléculas mais importantes na transferência de grupos fosfato. O papel dessas moléculas transferidoras de energia é discutido no Cap. 5.

Os nucleotídeos têm importantes papéis em uma variedade de outras moléculas que transferem energia. Um destes compostos é o NAD^+ (adenina nicotinamida dinucleotídeo), que contém um nucleotídeo de adenina mais um fosfato (ver Fig. 5.8). A larga utilização da combinação purina-açúcar-fosfato na transferência de energia deve-se ao fato de estas moléculas serem relativamente grandes e carregadas e desse modo não passarem através da membrana e portanto não podendo "escapar" das células ou de organelas aderidas às membranas.

Resumo

A matéria viva é composta por apenas poucos elementos de ocorrência natural. A base da matéria viva é a água. O restante, em sua maioria, é composto de moléculas orgânicas — carboidratos, lipídios, proteínas e ácidos nucléicos.

Os carboidratos servem como a fonte primária de energia química para os sistemas vivos e como importantes elementos estruturais nas células. Os carboidratos mais simples são os monossacarídeos, como a glicose e a frutose. Os monossacarídeos podem combinar-se para formar dissacarídeos, como a sacarose, e polissacarídeos, como o amido e a celulose. Estas moléculas geralmente podem ser quebradas pela adição de uma molécula de água em cada ligação; esta reação química é conhecida como hidrólise.

Os lipídios são outra fonte de energia e de elementos estruturais para as células. Os componentes desse grupo — gorduras, óleos, cutina, suberina, ceras e fosfolipídios — são geralmente insolúveis em água.

As proteínas são moléculas muito grandes compostas por cadeias longas de aminoácidos; estas cadeias são conhecidas como polipeptídeos. Os 20 tipos diferentes de aminoácidos utilizados para formar as proteínas variam de acordo com seus grupos R. Destes aminoácidos, um grande número de proteínas são formadas. Os principais níveis de organização das proteínas são: (1) estrutura primária, a seqüência linear de aminoácidos; (2) estrutura secundária, a alfa-hélice ou a beta-conformação (folha pregueada) da cadeia polipeptídica; (3) estrutura terciária, resultante do dobramento da alfa-hélice ou da beta-conformação em formas globulares; e (4) estrutura quaternária, que resulta de interações específicas entre duas ou mais cadeias polipeptídicas.

As enzimas atuam como catalisadores nas reações químicas; a maioria das enzimas são proteínas globulares. Devido às enzimas, as células são capazes de acelerar a velocidade das reações químicas a temperaturas relativamente baixas.

Os nucleotídeos são moléculas complexas consistindo em um grupo fosfato, um açúcar com cinco carbonos e uma base nitrogenada. Estes são as unidades que formam os ácidos nucléicos desoxirribunucléico (DNA) e ribonucléico (RNA), que transmitem e traduzem a informação genética. Algumas moléculas de RNA funcionam como catalisadores. Dois derivados de nucleotídeos — ATP e ADP — estão envolvidos na maioria das transferências de energia dentro da célula.

CAPÍTULO 4

Movimento de Substâncias para dentro e para fora das Células

4.1
Elétron-micrografia de folha de Vittaria guineensis. *Além da membrana plasmática que é circundada pela parede, várias outras membranas permeiam o protoplasto. Aqui podemos observar especialmente o retículo endoplasmático organizado em linhas paralelas (à esquerda), as membranas internas do cloroplasto (ao centro) e o tonoplasto, que delimita o vacúolo (regiões mais claras contendo material floculado). Membranas celulares como estas têm a capacidade de controlar a passagem de substâncias através delas.*

Todas as células são separadas do meio que as cerca pela presença de uma membrana — a membrana plasmática. Células eucarióticas são divididas internamente por uma variedade de membranas, incluindo o retículo endoplasmático, os dictiossomos e as membranas ligadas às organelas (Fig. 4.1). Estas membranas não são barreiras impenetráveis, uma vez que as células podem regular a quantidade, o tipo e geralmente a direção do movimento das substâncias que passam através das membranas. Esta característica é fundamental para a célula viva, já que poucos seriam os processos metabólicos que poderiam ocorrer numa taxa razoável se dependessem da concentração de determinadas substâncias presentes no ambiente celular. Um dos critérios pelo qual se identifica um sistema vivo é pela diferença entre a concentração de uma variedade de substâncias na matéria viva e aquela no meio circundante não-vivo.

O controle da passagem de substâncias através da membrana depende das propriedades físicas e químicas da membrana e dos íons e moléculas que passam através dela. A água é a molécula mais importante que atravessa a membrana nos dois sentidos, para dentro e para fora da célula.

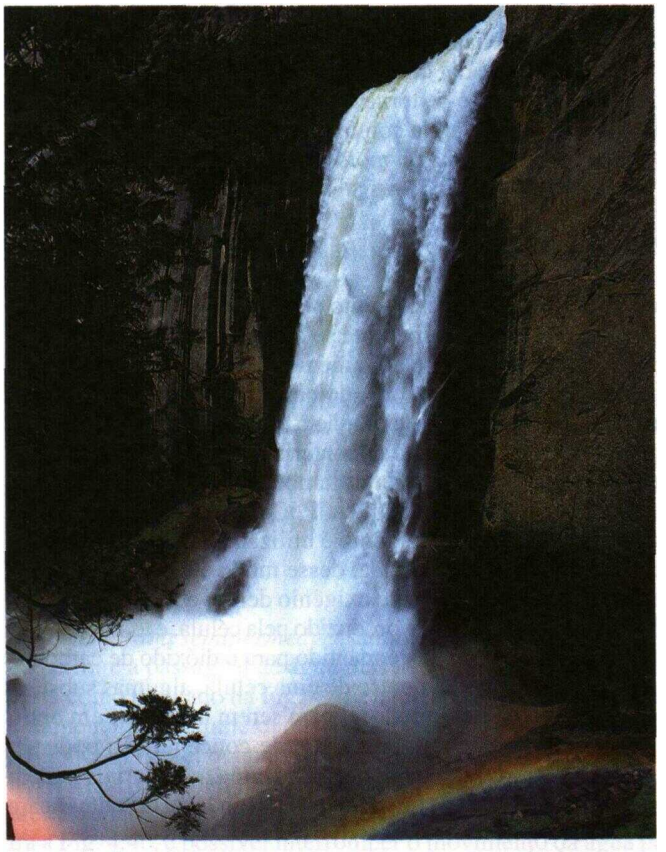
Princípios do Movimento da Água

O movimento da água em qualquer sistema vivo ou não-vivo é governado por três processos básicos: fluxo de massa, difusão e osmose.

FLUXO DE MASSA

O **fluxo de massa** é o movimento total da água (ou alguns outros líquidos) que ocorre em resposta a diferenças de energia potencial da água, usualmente denominadas de **potencial hídrico**.

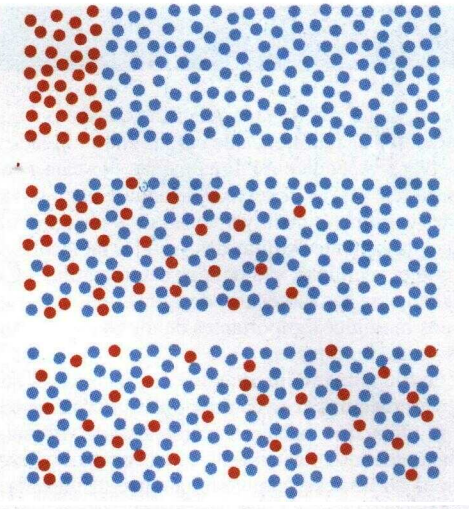
Um exemplo simples de água que tem energia potencial é a água por trás de uma represa ou no alto de uma cachoeira (Fig. 4.2). Quando essa água desce, seu potencial energético pode ser convertido em energia mecânica por uma roda hidráulica ou em energia mecânica e depois elétrica por uma turbina de uma hidroelétrica.



4.2
A água no alto de uma cachoeira, como uma pedra no alto de uma montanha, tem energia potencial. O movimento das moléculas da água como um grupo, caindo do alto da cachoeira para baixo, é referido como fluxo de massa.

Pressão é uma outra fonte de potencial hídrico. Se colocarmos água dentro de uma bola de borracha e apertarmos a bola, esta água, como aquela do topo da cachoeira, tem potencial hídrico e irá se movimentar para uma região com menor potencial hídrico. Será que podemos fazer a água que desce uma montanha subir esta mesma montanha ao aplicarmos uma pressão sobre a correnteza? Sim, podemos, só que unicamente se o potencial hídrico produzido pela pressão exceder o potencial hídrico gerado pela gravidade. *A água se move de uma região de maior potencial hídrico para uma de menor potencial hídrico, independente da razão da diferença de potencial.*

Este conceito de potencial hídrico é importante para os fisiologistas porque permite a previsão da direção do movimento da água sob diversas condições. O potencial hídrico é geralmente medido em termos da pressão necessária para parar o movimento da água — isto é, a pressão hidrostática — sob determinadas condições. As unidades usadas para expressar esta pressão são bar e megapascal (MPa). (Estas são unidades métricas de pressão. Um bar é igual à pressão média do ar ao nível do mar — aproximadamente 70,3 gramas por centímetro quadrado. Um megapascal é igual a 0,1 bar.) Por convenção, o potencial hídrico da água pura é igual a zero, e assim uma solução aquosa terá obrigatoriamente um valor negativo (menor que zero).



4.3
Diagrama da difusão, que é o resultado do movimento individual de moléculas. Tal movimento randômico produz o movimento de uma substância de uma área mais concentrada para uma área onde esta substância está menos concentrada. Observe que quando um tipo de molécula (ilustrada em vermelho) difunde para a direita, a outra (ilustrada em azul) difunde em direção oposta. O resultado é uma distribuição homogênea dos dois tipos de moléculas. Você seria capaz de visualizar o porquê da redução do movimento quando o equilíbrio (distribuição homogênea) é alcançado?

DIFUSÃO

Difusão é um fenômeno familiar a todos. Se algumas gotas de um perfume caírem em um canto de um quarto, o cheiro irá possivelmente espalhar-se por todo o cômodo mesmo se o ar estiver parado. Se algumas gotas de tinta forem colocadas de um lado de uma banheira cheia de água, as moléculas de tinta irão lentamente distribuir-se uniformemente em toda a banheira (Fig. 4.3). Este processo pode levar um dia ou mais, dependendo do tamanho da banheira, da temperatura e do tamanho das moléculas de tinta.

Por que as moléculas de tinta se separam? Se você pudesse observar cada molécula de tinta individualmente na banheira, você veria que cada uma se move independente e aleatoriamente. Imagine que fosse possível visualizar uma pequena faixa através da banheira, que a atravessasse de cima a baixo. As moléculas de tinta vão se mover para dentro e para fora da faixa, uma se movendo para um lado e outra se movendo para o outro. No entanto, você veria um maior número de moléculas de tinta se movendo a partir da região de maior concentração de tinta. Por quê? Simplesmente porque naquela região da banheira há um maior número de moléculas de tinta. Por exemplo, se houver mais tinta à esquerda, um maior número de moléculas de tinta irá se mover randomicamente para a direita, mesmo que haja uma probabilidade igual de que qualquer molécula se mova da direita para a esquerda. Conseqüentemente, o movimento final das moléculas de tinta será da esquerda para a direita. Igualmente, o movimento das moléculas da água será da direita para a esquerda.

O que acontece quando todas as moléculas estiverem igualmente distribuídas em toda a banheira? A distribuição homogênea não afeta o comportamento individual das moléculas; elas ainda se movem ao acaso. No entanto, agora há um número igual

Embebição

As moléculas de água apresentam uma forte coesão por causa da sua polaridade, isto é, a diferença de cargas entre um lado e outro da molécula (ver o Apêndice A). Igualmente, por causa da diferença nestas cargas, as moléculas de água podem se ligar tanto em superfícies carregadas positivamente como em superfícies carregadas negativamente. Muitas das grandes moléculas biológicas, como a celulose, são polares e assim atraem moléculas de água. A aderência das moléculas de água também é responsável por fenômenos biológicos importantes denominados embebição ou, algumas vezes, hidratação.

Embebição (do latim *imbibere*, significa "beber em") é o movimento de moléculas de água dentro de substâncias como madeira ou gelatina, que incham ou aumentam de volume em resposta ao acúmulo de moléculas de água. A pressão desenvolvida pela embebição pode ser impressionantemente elevada. Acredita-se que as pedras das pirâmides egípcias eram partidas ao serem colocados pedaços de madeira, que eram em seguida encharcados com água, dentro de buracos confeccionados sobre uma face específica da pedra. A madeira inchada criava a força necessária para quebrar a pedra. Em plantas, a embebição ocorre principalmente em sementes, as quais podem aumentar até várias vezes seu tamanho original. A embebição é essencial no processo de germinação de sementes.

de moléculas de água e tinta de um lado como do outro da banheira, e desse modo não se pode distinguir uma direção do movimento. De qualquer modo, ainda existe o mesmo movimento individual que antes, desde que a temperatura não tenha mudado.

Substâncias que se movem de uma região de maior concentração para outra de menor concentração são ditas estarem se movendo *a favor de um gradiente de concentração*. A difusão ocorre somente a favor de um gradiente de concentração. A substância que se move em direção oposta, no sentido da maior concentração de suas próprias moléculas, estaria se movendo *contra um gradiente de concentração*, que é o mesmo que dizer morro acima. Quanto mais íngreme for o gradiente morro abaixo — isto é, maior a diferença na concentração — mais rápido será o movimento. A difusão também é mais rápida em gases que em líquidos e é mais rápida em temperaturas altas que em baixas. Você poderia explicar por quê?

Observe que há dois gradientes de concentração em nossa banheira; as moléculas de tinta que se movem ao longo dos gradientes e as moléculas de água que se movem em direção oposta ao longo de outro gradiente. Os dois tipos de moléculas se movem de modo independente um do outro. Em ambos os casos se movem para uma região de menor concentração. Quando as moléculas tiverem alcançado um estado de igual distribuição (isto é, quando não houver mais gradientes), elas continuarão a se mover, mas agora não haverá uma direção definida. Em outras palavras, a transferência de moléculas é igual a zero; o sistema pode ser dito como estando em **equilíbrio dinâmico**.

O conceito de potencial hídrico também é útil para compreender a difusão. Uma alta concentração de moléculas de tinta de um lado da banheira significa uma menor concentração de moléculas de água neste ponto, sendo assim um baixo potencial hídrico. Se a pressão é igual em toda a banheira, as moléculas de água, que estão se movendo para baixo de um gradiente de concentração, se movem de uma região de maior potencial hídrico para uma região de menor potencial hídrico. Quando o equilíbrio dinâmico for alcançado, o potencial hídrico será igual em todas as partes da banheira.

O resultado final da difusão é que a substância que se difunde eventualmente se torna homogeneamente distribuída. A **difusão** pode ser definida como a *dispersão de substâncias por movimento de seus íons ou moléculas, que tendem a equilibrar as concentrações em todo o sistema.*

Células e Difusão

Com exceção de distâncias muito pequenas, a difusão é um processo lento. É eficiente somente se o gradiente de concentração for grande e o volume relativamente pequeno. Por exemplo, a rápida disseminação do aroma do perfume pelo ar é devida primeiramente às correntes de ar, não à difusão. Similarmente, em muitas células, o transporte de materiais é mais rápido devido à corrente citoplasmática. Células também aceleram a difusão por sua própria atividade metabólica. Por exemplo, em uma célula não fotossintetizante, o oxigênio é utilizado na célula o mais rápido possível após sua entrada, desse modo é mantido um forte gradiente de concentração de oxigênio dentro e fora da célula. O dióxido de carbono (CO_2) é produzido pela célula, e assim o gradiente dentro e fora da célula é mantido para o dióxido de carbono.

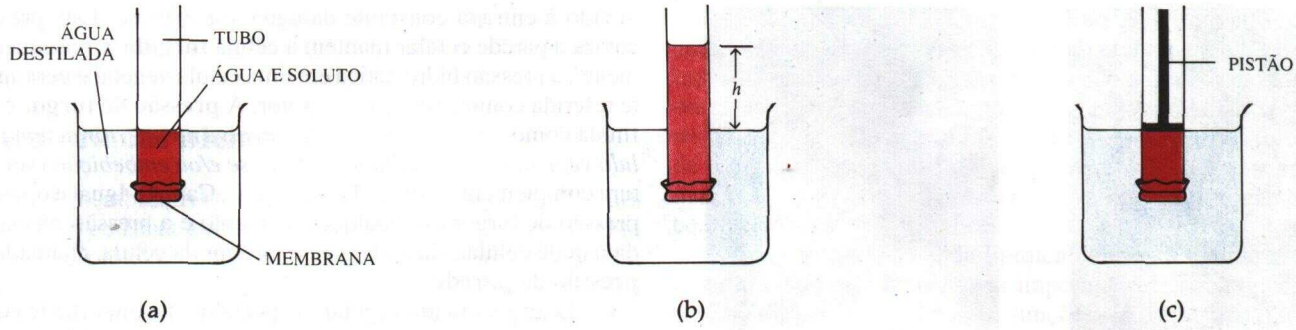
Do mesmo modo, dentro de uma célula, algumas substâncias são produzidas em um local para serem utilizadas em outro local na própria célula. O gradiente de concentração pode ser estabelecido entre as duas regiões da célula, e materiais podem se difundir para baixo de um gradiente de um local de síntese para um local de consumo.

A maioria das moléculas orgânicas biológicas são polares, sendo portanto hidrofílicas, e por isso não podem se mover livremente através da barreira lipídica da membrana celular. Entretanto, o oxigênio, que é solúvel em lipídios, pode se difundir livremente através desta mesma membrana. O dióxido de carbono e a água também se difundem livremente para dentro e para fora porque, apesar de polares, são moléculas pequenas não carregadas.

OSMOSE

As membranas celulares permitem a passagem de água mas, por outro lado, impedem a passagem da maioria das substâncias. (As substâncias dissolvidas são denominadas de **soluto**, e a água é o **solvente** da solução.) Tais membranas são conhecidas como **membranas diferencialmente permeáveis** (**semipermeáveis**); a difusão da água através destas membranas é chamada de **osmose**. O fenômeno da osmose envolve o movimento da água de uma solução com maior potencial hídrico para uma solução com menor potencial hídrico. Na ausência de outros fatores que atuem sobre o potencial hídrico (por exemplo, a pressão), o movimento da água por osmose se dá de uma região de menor concentração de solutos (maior concentração de moléculas de água) para uma região de maior concentração de solutos (menor concentração de moléculas de água). A presença de solutos diminui o potencial hídrico, criando assim um gradiente no qual a água se move descendo este gradiente. O potencial hídrico não é afetado pela natureza do soluto, mas pela quantidade de soluto que a solução contém, isto é, número de partículas do soluto (moléculas ou íons).

A osmose resulta no aumento da pressão devido à entrada contínua de água através da membrana para a região de menor concentração de água. Se a água é separada de uma solução por



4.4
Osmose e potencial osmótico. (a) *O tubo contém uma solução e o béquer contém água destilada.* (b) *A membrana semipermeável permite a passagem de água e não do soluto. O movimento da água através da membrana por osmose para dentro da solução causa um aumento no volume e por isso um aumento da coluna de líquido no tubo. A solução subirá até que o potencial osmótico — a tendência da água se mover através da membrana para uma região de menor concentração de água — seja contrabalanceada pela pressão exercida pela coluna de solução, que é proporcional à altura* h *e à densidade da solução.* (c) *A força que deve ser exercida sobre o pistão para se opor à subida da solução é chamada de potencial de pressão.*

uma *membrana semipermeável* (lembre-se de que esta membrana permite a passagem de água mas não a de soluto) em um sistema como indicado na Fig. 4.4, a água atravessará a membrana e aumentará o volume dentro do tubo até que o equilíbrio seja atingido — isto é, quando o potencial hídrico for igual em ambos os lados da membrana. Por outro lado, se aplicarmos uma pressão sobre a solução dentro do tubo com um pistão, como ilustra a Fig. 4.4c, é possível interromper o movimento da água para dentro do tubo. A pressão que deveria ser aplicada na solução para impedir o movimento da água é chamada de *pressão osmótica*. A tendência da água se mover através de membranas devido à presença de solutos é chamada de **potencial osmótico**.

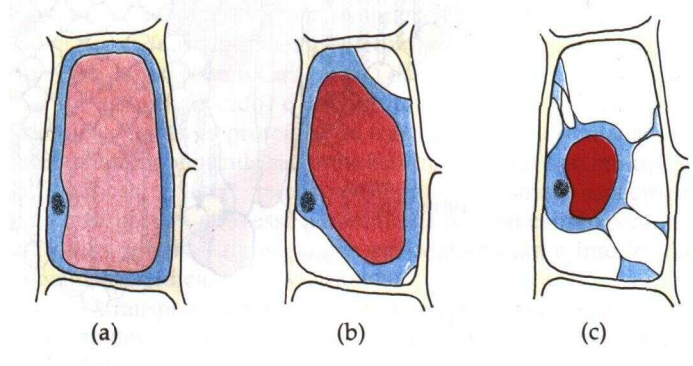
Osmose e os Seres Vivos

O movimento da água através da membrana plasmática em resposta a diferenças de potencial hídrico causa alguns problemas cruciais para os organismos vivos, principalmente aqueles que estão sujeitos a ambientes aquáticos. Estes problemas variam conforme o potencial hídrico da célula estar acima, igual ou abaixo do potencial hídrico de seu ambiente. Por exemplo, o potencial hídrico de um organismo unicelular que vive em água salgada é geralmente semelhante ao potencial hídrico do meio em que vive, o que seria uma das formas de resolver o problema.

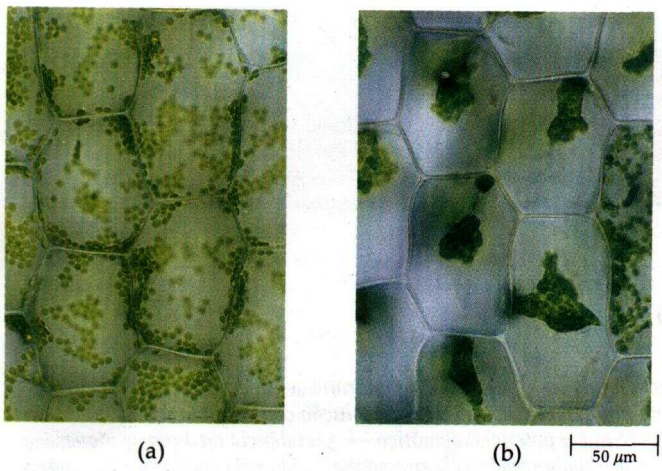
Muitos tipos de células vivem em ambientes com potenciais hídricos relativamente elevados. Em vários dos organismos que vivem em água doce, como por exemplo a *Euglena*, o potencial hídrico da célula é menor que o do meio circundante; conseqüentemente, a água tende a entrar na célula por osmose. Se houver entrada de muita água na célula, pode haver diluição do conteúdo intracelular a ponto de comprometer as funções e eventualmente até ruptura da membrana plasmática. Este problema pode ser resolvido por uma organela especializada conhecida como vacúolo contrátil, o qual coleta água de várias partes da célula e a bombeia para fora com contrações rítmicas.

TURGOR

Se uma planta é colocada em uma solução com potencial hídrico alto, o protoplasma se expande e a membrana plasmática exerce



4.5
Plasmólise em uma célula epidérmica de folha. (a) *Sob condições normais, o protoplasto está em contato direto com a parede celular.* (b) *Quando a célula é colocada em uma solução de concentração elevada de sacarose, a água passa para fora da célula na solução de açúcar e o protoplasto se contrai um pouco.* (c) *Quando é imersa em uma solução mais concentrada que a anterior, a célula perde uma quantidade ainda maior de água e o protoplasto se contrai ainda mais.*



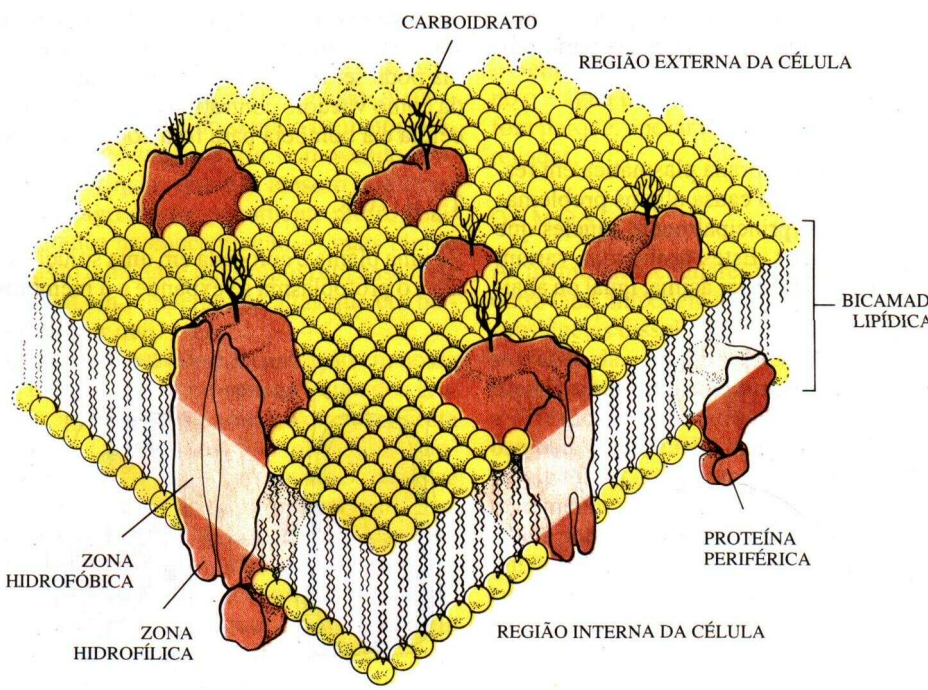
4.6
Células de folha de Elodea. (a) *Células túrgidas e* (b) *células após terem sido colocadas em uma solução concentrada de sacarose. As células em* (b) *estão plasmolisadas.*

pressão contra a parede celular. Entretanto, a célula vegetal não se rompe por causa da rigidez da parede celular.

Células vegetais acumulam em seus vacúolos soluções relativamente concentradas em sais, e também podem acumular açúcares, ácidos orgânicos e aminoácidos. Uma das conseqüências é o aumento da pressão hidrostática no interior das células devido à entrada constante da água por osmose. Esta pressão contra a parede celular mantém a célula **túrgida**. Conseqüentemente, a pressão hidrostática em uma célula vegetal é geralmente referida como a pressão de turgor. A **pressão de turgor** é definida como *a pressão que se desenvolve no interior de uma célula vegetal como resultado da osmose e/ou embebição* (ver leitura complementar sobre "Embebição", Cap. 4). Igual e oposta à pressão de turgor em qualquer momento é a pressão mecânica da parede celular, dirigida para o interior da célula, chamada de **pressão da parede**.

O turgor em um vegetal é especialmente importante como suporte para as regiões não-lenhosas de uma planta. Como já foi discutido no Cap. 2, quase todo o crescimento de uma célula vegetal resulta da absorção de água, com a maior parte do aumento em tamanho da célula resultante do aumento de tamanho dos vacúolos (ver o Cap. 25).

O turgor é mantido nas células vegetais porque a maioria das células existe em meios com potencial hídrico relativamente elevado. Por outro lado, se uma célula vegetal é colocada em uma solução com potencial hídrico relativamente baixo, a água então sairá da célula por osmose, e o vacúolo e protoplasto irão se retrair, desse modo a membrana será afastada da parede celular (Fig. 4.5). Este fenômeno é conhecido como **plasmólise**. O processo pode ser revertido se, em seguida, a célula for transferida para água pura. A Fig. 4.6 mostra folhas de *Elodea* túrgidas e plasmolisadas. Apesar de a membrana plasmática e o tonoplasto — membrana que envolve o vacúolo — serem, com algumas exceções, permeáveis unicamente à água, as paredes celulares



4.7
Modelo do mosaico-fluido da estrutura da membrana. A membrana é composta de uma bicamada (camada dupla) de moléculas de lipídios — com suas caudas hidrofóbicas direcionadas para seu interior — e grandes moléculas de proteínas. As proteínas que atravessam a bicamada são conhecidas como proteínas integrais. Outras proteínas chamadas de proteínas periféricas saem da bicamada na face interna da membrana e podem estar ligadas a algumas das proteínas integrais. A porção da molécula embebida na bicamada lipídica é hidrofóbica; a porção ou porções expostas de ambos os lados da membrana são hidrofílicas. Pequenas cadeias de carboidratos estão ligadas na região externa da membrana. A estrutura toda é bastante fluida, e por isso dizemos que podemos imaginar as proteínas flutuando em um "mar" de lipídios.

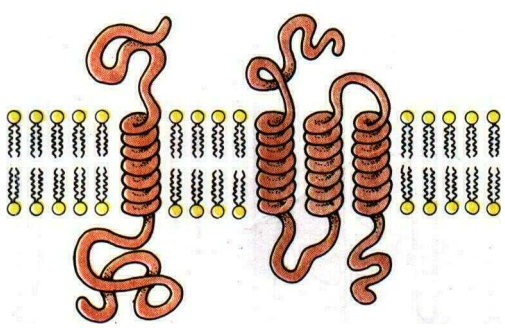
permitem que tanto a água quanto solutos passem através delas. A perda de turgor das células vegetais resulta no *murchamento*, ou queda das folhas.

Estrutura das Membranas Celulares

Todas as membranas celulares apresentam a mesma estrutura básica que consiste em uma *bicamada lipídica* na qual estão embebidas proteínas globulares, muitas das quais se estendem através da membrana lipídica e sobressaem de ambos os lados (Fig. 4.7). A porção destas proteínas que atravessa a membrana, e que fica embebida dentro da bicamada lipídica, é hidrofóbica, enquanto que a porção ou porções expostas de cada lado da membrana são hidrofílicas.

As duas superfícies da membrana diferem consideravelmente em sua composição química. Por exemplo, existem duas grandes classes de lipídios na membrana plasmática de células vegetais — os fosfolipídios (os mais abundantes) e os esteróis (principalmente o estigmaesterol; não o colesterol, que é abundante em tecidos animais) — sendo que as duas camadas apresentam concentrações diferentes de cada. Além disso as proteínas que atravessam a membrana apresentam orientações específicas dentro da bicamada, e as porções que se estendem de cada lado têm uma composição diferente em aminoácidos, assim como nas estruturas terciárias. Outras proteínas também estão associadas às membranas, incluindo as *proteínas periféricas*, que estão ligadas a algumas das proteínas que atravessam a membrana e se projetam da bicamada para a superfície interna da membrana. Estas proteínas que atravessam a membrana, assim como outras fortemente ligadas à membrana, são denominadas de *proteínas integrais*. Na superfície externa pequenas cadeias de carboidratos estão ligadas às porções externas das proteínas das membranas. Acredita-se que os carboidratos, que formam uma capa na superfície externa da membrana de algumas células eucarióticas, sejam importantes nos processos de adesão célula-célula e no "reconhecimento" de moléculas (como hormônios, vírus e antibióticos) que interagem com a célula.

Duas configurações básicas foram identificadas entre as proteínas da membrana (Fig. 4.8). Uma é a estrutura relativamente simples como um bastonete consistindo em uma alfa hélice embebida no interior hidrofóbico da membrana, com porções hidrofílicas menos regulares se projetando de ambos os lados. A outra configuração é encontrada nas grandes proteínas globulares cujas complexas estruturas terciárias e quaternárias resultam de repetidas "passagens" através da membrana. Em tais proteínas a cadeia polipeptídica atravessa várias vezes a membrana como uma série de alfa hélices.



4.8
Duas configurações de proteínas integrais. Algumas proteínas atravessam a bicamada lipídica com uma única alfa hélice (a) *e outras com múltiplas alfa hélices* (b). *As porções da proteína que se estendem para qualquer dos lados da membrana são hidrofílicas; as porções em hélice intramembranosas são hidrofóbicas.*

Enquanto a bicamada lipídica confere à membrana sua estrutura básica e sua natureza impermeável, as proteínas são responsáveis pela maioria das funções da membrana. Grande parte das membranas é composta de 40 a 50% de lipídios (por peso) e 60 a 50% de proteínas, mas é a quantidade e o tipo de proteínas na membrana que caracterizam sua função. As membranas associadas com a transdução de energia, como as membranas internas das mitocôndrias e cloroplastos, consistem em aproximadamente 75% de proteínas. Algumas destas proteínas são enzimas que catalisam reações associadas às membranas, enquanto outras são transportadores envolvidos no movimento de moléculas específicas para dentro e para fora da célula ou organela. Outras ainda funcionam como receptores que recebem ou transduzem sinais químicos do ambiente intra- ou extracelular. Enquanto algumas das proteínas integrais estão aparentemente ancoradas (talvez ao citoesqueleto), a bicamada lipídica é geralmente bastante fluida. Algumas das proteínas estão mais ou menos soltas dentro da bicamada, sendo que estas moléculas e os lipídios podem se mover lateralmente dentro dela, formando diferentes padrões, ou mosaicos, que variam de tempos em tempos e de local para local — por isso, este modelo de estrutura de membrana recebe o nome de "mosaico fluído".

Transporte de Solutos através das Membranas

Como mencionado anteriormente, as moléculas hidrofóbicas (como o oxigênio) e pequenas moléculas polares sem cargas (como dióxido de carbono e água) podem atravessar as membranas celulares livremente por simples difusão. A observação de que moléculas hidrofóbicas podiam se difundir facilmente através da membrana plasmática forneceu a primeira evidência da natureza lipídica da membrana.

Entretanto, a maioria das substâncias de que a célula necessita é polar e requer um **transporte mediado por proteínas** para transferi-las através da membrana. Cada transporte mediado por proteínas é altamente seletivo; este pode aceitar apenas um tipo de íon (como Ca^{2+} ou K^{+}) ou molécula (como um açúcar ou um aminoácido) e excluir uma molécula praticamente idêntica. Todas as proteínas de transporte cuja orientação na membrana é conhecida são proteínas integrais do tipo múltiplas alfa hélices. Estas proteínas permitem que o soluto específico que transportam atravesse a membrana por um caminho contínuo sem que os solutos entrem em contato com o interior da bicamada lipídica.

O transporte mediado por proteínas pode ser agrupado em três grandes classes: as bombas, os transportadores e os canais (Fig. 4.9). As **bombas** são ativadas seja por energia química (ATP) ou por energia luminosa; nas células vegetais ou de fungos são tipicamente bombas de prótons (elas são, na realidade, a enzima H^{+}–ATPase; ATPase é a enzima que hidrolisa o ATP). Tanto os transportadores como as proteínas que formam um canal são movidas pela energia liberada de gradientes eletroquími-

cos (ver adiante). Os **transportadores** se ligam ao soluto específico a ser transportado e passam por uma alteração conformacional de modo a transportarem o soluto através da membrana. As **proteínas de canal** formam poros cheios de água que se estendem através da membrana e, quando abertas, permitem a passagem por eles de solutos específicos (geralmente são íons inorgânicos de tamanho e carga conhecidos).

Outro aspecto a ser considerado para as três categorias de transporte é a velocidade do transporte. O número de moléculas de soluto transportado por proteínas por segundo é relativamente lento nas bombas (menos que 500 por segundo), intermediário nos transportadores (de 500 a 10.000 por segundo) e bastante rápido nos canais (10.000 a milhões por segundo).

Se a molécula for neutra, a direção de seu transporte é determinada somente pela diferença na concentração da mesma nos dois lados da membrana (o **gradiente de concentração**). Se, por outro lado, o soluto apresenta uma carga definida, tanto o gradiente de concentração quanto o gradiente elétrico total através da membrana (o potencial da membrana) influenciam seu transporte. Juntos, os dois gradientes constituem o **gradiente eletroquímico**. Células vegetais tipicamente mantêm gradientes elétricos através da membrana plasmática e do tonoplasto. A substância fundamental é eletricamente negativa se comparada ao meio externo aquoso e à solução (suco celular) dentro do vacúolo. O transporte a favor de um gradiente de concentração ou um gradiente eletroquímico é denominado de **transporte passivo**. Verifica-se o transporte passivo em todos os canais protéicos e em algumas proteínas transportadoras (Fig. 4.9). O transporte passivo com a ajuda de proteínas carreadoras é denominado de **difusão facilitada.**

Estudo de Canais Iônicos pelo Monitoramento de *Patch-Clamp*

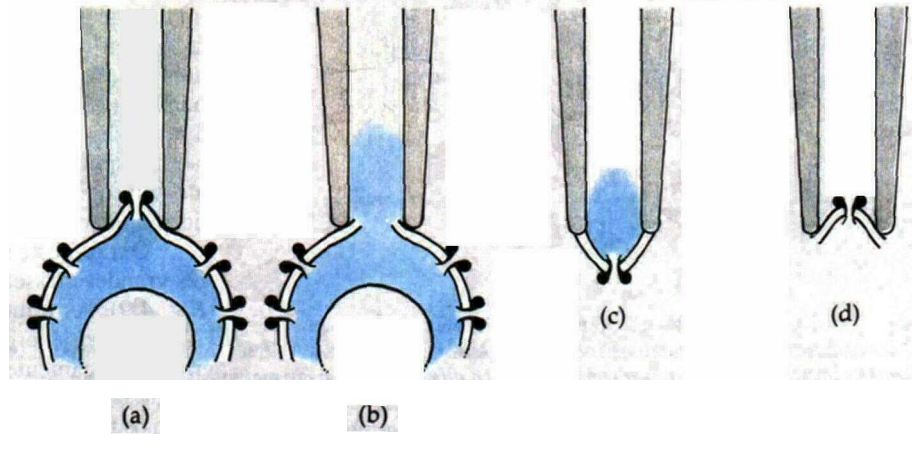
As membranas de células vegetais e animais contêm canais iônicos, ou proteínas de canal, que formam o caminho do transporte passivo de um íon. Quando ativados, estes canais se tornam permeáveis aos íons, permitindo que o soluto passe através da membrana. A abertura e o fechamento desses canais iônicos são caracterizados por um controle do tráfego iônico.

A primeira evidência deste processo de transporte nestes canais foi obtida mediante experimentos eletrofisiológicos usando microeletrodos intracelulares. Tal metodologia só pode ser aplicada a células relativamente grandes, o que conseqüentemente leva à medida de vários canais por vez, além do fato de que diferentes canais podem estar abertos ao mesmo tempo. Células vegetais ainda apresentam outro problema: quando um microeletrodo é introduzido dentro de um protoplasto, ele geralmente penetra na membrana plasmática e no tonoplasto, e assim o resultado obtido representa o comportamento coletivo das duas membranas.

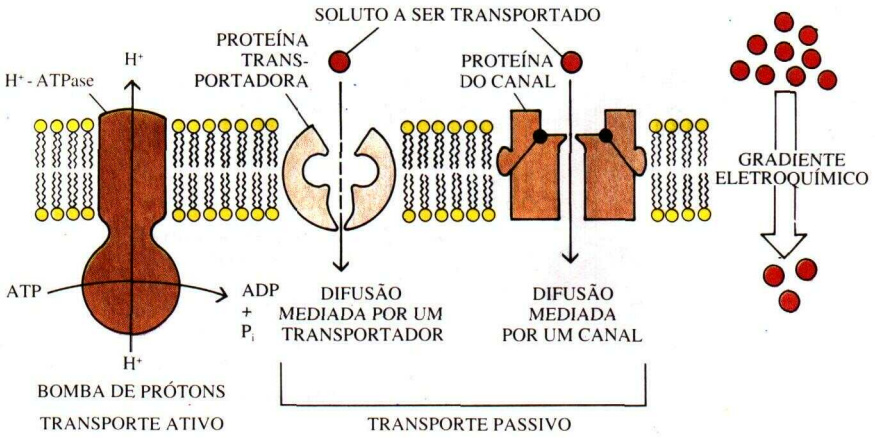
A técnica de *patch-clamp* revolucionou o estudo dos canais iônicos. Com esta técnica, que envolve a análise elétrica de um pequeno fragmento da membrana, é possível identificar um único canal iônico na membrana plasmática ou no tonoplasto e estudar o transporte de íons naquele canal.

Nos experimentos de *patch-clamp*, um eletrodo de vidro (micropipeta) de diâmetro na ponta de aproximadamente 1,0 micrômetro é colocado em contato com um protoplasto (célula sem parede celular) ou vacúolo isolado. Quando se aplica então uma leve sucção, uma selagem extremamente forte é formada entre a micropipeta e a membrana. Quando o fragmento ainda está ligado à célula, dizemos que esta configuração é *cell-attached* ou *on-cell configuration* (a). Outras configurações incluem a *whole-cell configuration*, na qual o fragmento na borda da micropipeta está rompida e o contato é estabelecido entre o conteúdo da célula e o da micropipeta (b); o *outside-out patch* (fragmento voltado para fora), que é obtido a partir de configuração anterior com a retirada da micropipeta e permitindo que a membrana se ligue na ponta da micropipeta novamente (c); e o fragmento voltado para dentro (*inside-out patch*), que é obtido quando a pipeta é deslocada da célula de modo que apenas um pequeno fragmento da membrana permaneça intacto na ponta (d).

Um fragmento isolado tem vantagem sobre a configuração inteira da célula porque com um fragmento isolado é mais fácil alterar a composição da solução em ambos os lados da membrana para testar o efeito de diferentes soluções no comportamento do canal. Em qualquer uma das configurações, a diferença de potencial elétrico através da membrana, ou potencial membranar, pode ser controlada por um circuito elétrico que mede a voltagem através da membrana e a ajusta continuamente para corresponder à voltagem imposta pelo experimentador.



Diferentes configurações utilizadas na técnica de patch-clamp: (a) cell-attached (on-cell); (b) whole-cell; (c) outside-out; (d) inside-out.

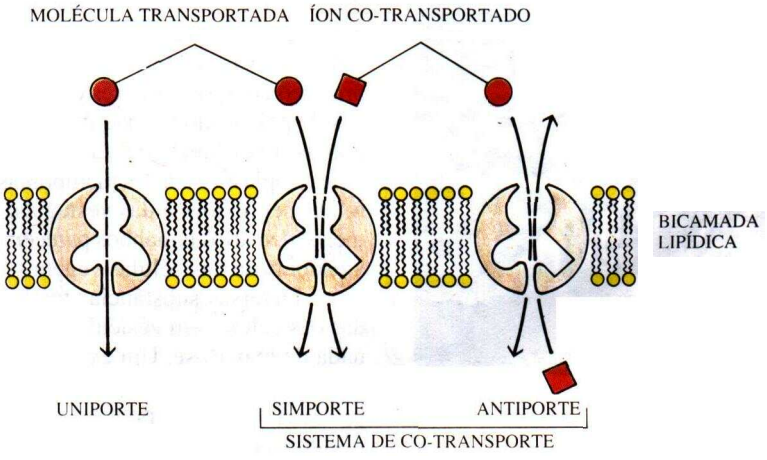


4.9
Diagrama ilustrando três grandes classes de proteínas de transporte: bombas, transportadores e proteínas de canal. A bomba de prótons (H^+–ATPase) é ativada pela energia química da ligação do ATP. Este tipo de transporte é denominado de transporte ativo porque move solutos (aqui íons H^+) contra um gradiente de concentração. O transporte a favor de um gradiente de concentração ou gradiente eletroquímico por simples difusão ou por um canal, ou por difusão facilitada, é chamado de transporte passivo.

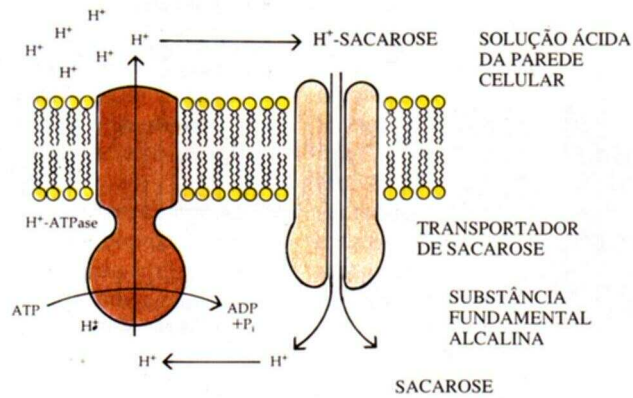
Todas as proteínas de canal e algumas proteínas transportadoras são *uniporte*, aquelas proteínas que transportam um soluto de um lado da membrana para o outro. Outras proteínas transportadoras funcionam em *sistemas de co-transporte*, no qual a transferência de um soluto depende da transferência simultânea ou seqüencial de um segundo soluto. O segundo soluto pode ser transportado na mesma direção que o primeiro (*simporte*) ou na direção oposta (*antiporte*) (Fig. 4.10). Em nenhum dos casos de simples difusão ou transporte facilitado existe a possibilidade de mover solutos *contra* um gradiente de concentração ou um gradiente eletroquímico. A capacidade de mover solutos contra um gradiente de concentração ou gradiente eletroquímico requer gasto de energia, e este processo é chamado de **transporte ativo**, que é sempre mediado por proteínas transportadoras. Como indicado anteriormente, a bomba de prótons em células vegetais e de fungos é energizada pelo ATP e pode ser medida como uma H^+–ATPase localizada na membrana. A enzima gera um grande potencial elétrico e um gradiente de pH, isto é, um gradiente de prótons (íons hidrogênio) que fornece a força motriz para a entrada de solutos por todos os sistemas de co-transporte associados ao H^+. Por este processo, mesmo solutos neutros podem ser acumulados para concentrações muito maiores que as de fora da célula simplesmente pelo seu co-transporte com uma molécula carregada (por exemplo, um íon H^+). O primeiro processo gerador de energia (a bomba) é denominado de "transportador primário ativo", e o segundo processo (co-transportadores) como "transportador secundário ativo" (Fig. 4.11).

Endocitose e Exocitose

As proteínas de transporte envolvidas com a transferência de íons ou moléculas polares através da membrana são incapazes de transportar moléculas grandes como polissacarídeos e



4.10
Diagrama ilustrando como as proteínas transportadoras funcionam. A proteína transportadora uniporte apenas transfere o soluto através da membrana plasmática. No sistema de co-transporte, o movimento de um soluto depende do movimento simultâneo ou seqüencial de um segundo soluto, na mesma direção (simporte) ou na direção oposta (antiporte).

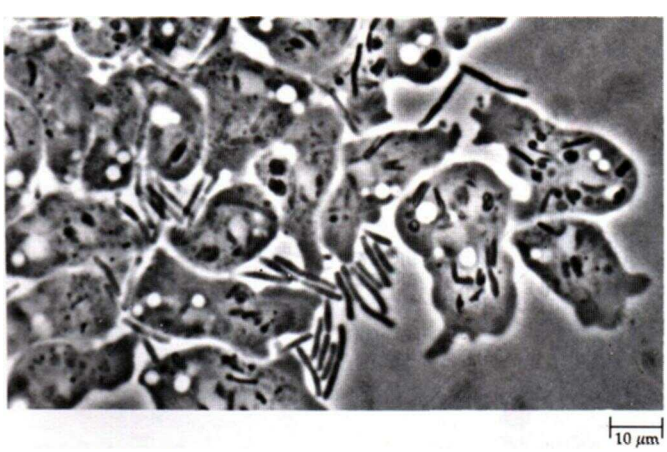


4.11
Transporte ativo primário e secundário. A bomba de prótons (H^+–ATPase) gera uma força (transporte ativo primário), que é capaz de energizar a entrada de vários solutos de um lado para o outro da membrana (transporte ativo secundário). Nesta ilustração a sacarose está sendo co-transportada com íons H^+ (simporte de H^+ e sacarose) através da membrana do apoplasto (parede celular) para dentro do citoplasma.

proteínas. No entanto, na maioria das células animais e pelo menos em algumas células vegetais há a possibilidade de ingestão e de secreção de tais macromoléculas devido à formação de vesículas ligadas a membrana ou estruturas em forma de saco, as quais servem como veículos para as substâncias sendo transportadas.

A entrada de macromoléculas nas células ocorre por **endocitose**, processo este que envolve a invaginação da membrana plasmática. Duas formas majoritárias de endocitose são reconhecidas: a fagocitose e a pinocitose.

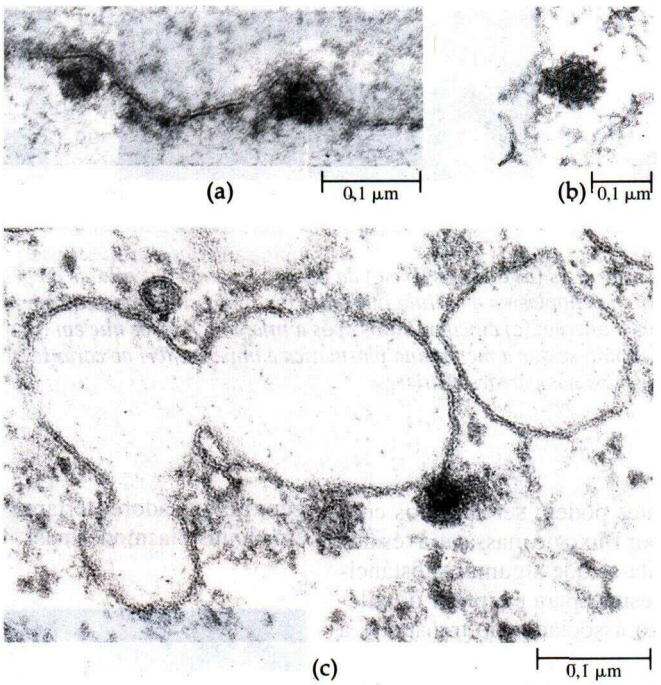
A **fagocitose** ("ato de comer da célula") envolve a ingestão de grandes partículas sólidas, como bactérias ou restos celulares, através de grandes vesículas derivadas da membrana plasmática. Vários organismos unicelulares, como as amebas, se alimentam desta forma. Entre os organismos discutidos neste livro, o fungo gelatinoso plasmodial e os fungos gelatinosos celulares apresentam fagocitose (Fig. 4.12). Um exemplo particular de fagocitose em plantas é encontrado na formação dos nódulos radiculares das leguminosas durante a liberação de *Rhizobium* nas correntes de infecção. A bactéria está envolvida por um envelope formado por porções da membrana dos pêlos radiculares (ver Cap. 27).



4.12
Estágio amebóide do fungo gelatinoso Dictyostelium aureum. *Estas amebas estão se alimentando da bactéria em forma de bastonete* Escherichia coli *por fagocitose. Observe as células bacterianas dentro e fora das amebas.*

A **pinocitose** ("ato de beber da célula") envolve a ingestão de fluidos e solutos através de pequenas vesículas derivadas da membrana plasmática. Até recentemente, acreditava-se que a pinocitose não era um fenômeno comum em células vegetais. Estudos usando protoplastos isolados e tecidos intactos juntamente com sais de metais pesados (como o chumbo) indicam que o ciclo endocitótico similar ao das células animais existe em células vegetais (Fig. 4.13). Este ciclo se inicia em uma região específica chamada de *depressão revestida*. Pontoações envelopadas são depressões da membrana plasmática recoberta com estruturas semelhantes a cerdas na superfície. Logo após sua formação (tempo aproximado de um minuto), estas depressões revestidas invaginam e se separam para formar as *vesículas revestidas*. Em um tempo ainda menor, estas vesículas abrem a capa e se fundem com alguma outra estrutura da membrana (por exemplo, dictiossomos ou pequenos vacúolos), liberando seu conteúdo no processo. Os revestimentos destas depressões e vesículas contêm diversas proteínas, incluindo a *clatrina*, um complexo protéico composto de três cadeias grandes e três cadeias pequenas de polipeptídeos que juntos formam uma estrutura com três pontas (um tríquetro). É a organização deste tríquetro na superfície citoplasmática das membranas que caracteriza o revestimento das depressões e das vesículas. Vesículas lisas e sem revestimento de vários tamanhos parecem também estar envolvidas com a endocitose nas células vegetais.

Diversas substâncias também são exportadas ou secretadas das células em vesículas. Esta endocitose reversa é denominada de **exocitose**. Um exemplo citado no Cap. 2 é o papel das vesículas de dictiossomo na formação da parede celular. As vesículas, contendo os precursores da parede celular, se movem para a superfície da célula, fundem-se com a membrana plasmática e expelem seu conteúdo na região onde há a formação da parede celular. Um segundo exemplo citado no Cap. 2 envolve os dictiossomos na formação da placa celular. Tanto as vesículas lisas como as cobertas estão envolvidas na exocitose.

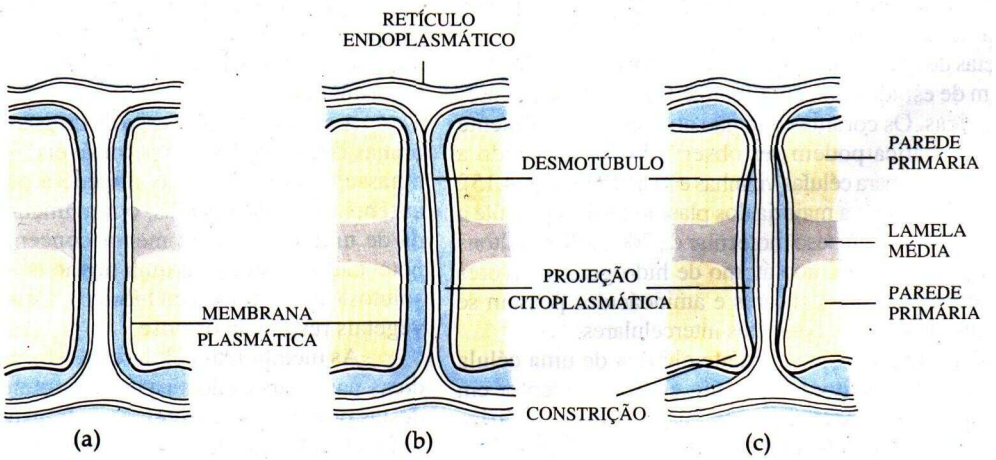


4.13
*Evidências de endocitose em células da coifa de milho (*Zea mays*) que foram expostas a solução contendo nitrato de chumbo.* (a) *depósito granular contendo chumbo pode ser visualizado em duas vesículas.* (b) *Uma vesícula coberta com depósitos de chumbo.* (c) *Aqui, uma de duas vesículas cobertas se fundiu com uma grande vesícula de dictiossomo. Esta vesícula coberta (estrutura escura) ainda contém os depósitos de chumbo, mas parece já ter perdido sua capa, que está próxima à sua direita. A segunda vesícula está claramente intacta.*

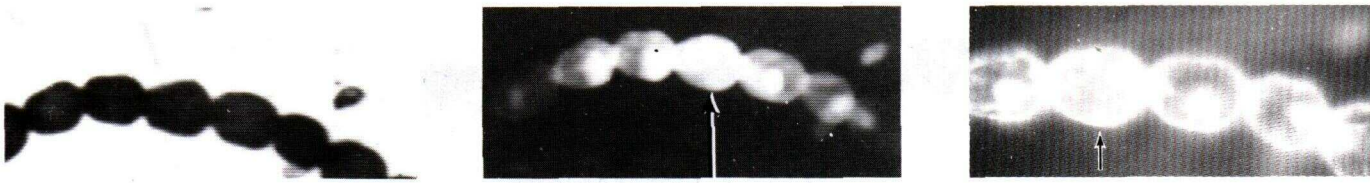
Transporte Via Plasmodesmas

Como descrito no Cap. 2, as células vizinhas no corpo de uma planta são interconectadas por estreitos feixes de citoplasma chamados de plasmodesmas, que fornecem o provável caminho para a passagem de substâncias célula a célula. O termo **simplasto** é usado para caracterizar os protoplastos interconectados e seus plasmodesmas. O movimento das substâncias de uma célula para a outra através dos plasmodesmas é chamado de **transporte simplástico**. Ao contrário, o movimento das substâncias pelo *continuum* da parede celular, ou **apoplasto**, que cerca o simplasto é denominado de **transporte apoplástico**.

Os plasmodesmas podem oferecer um caminho mais eficiente entre as células vizinhas que a via alternativa menos direta da membrana plasmática. Acredita-se que as células e tecidos



4.14
Diagrama ilustrando uma possível variação na estrutura dos plasmodesmas. (a) *Tanto o desmotúbulo como a projeção citoplasmática entre o desmotúbulo e a membrana plasmática que recobre o canal do plasmodesma são caminhos abertos.* (b) *A projeção citoplasmática é aberta mas o desmotúbulo é fechado.* (c) *O desmotúbulo é aberto mas a projeção citoplasmática está fechada de ambos os lados por constrições.*



(a) (b) (c)

4.15
Pêlos estaminais de Setcreasea purpurea *antes* (a) *e depois* (b *e* c) *da injeção em uma das células do pêlo do corante fluorescente fluoresceína dissódica. Quando o corante foi injetado no citoplasma da célula indicada com uma seta, ele passou em ambas as direções para o citoplasma de células vizinhas.* (b) *Dois minutos após a injeção;* (c) *cinco minutos após a injeção. Observe que em* (c) *o corante está presente no citoplasma que circundeia as paredes da célula. Sabendo-se que a membrana plasmática é impermeável ao corante, seu movimento de célula a célula deve ter ocorrido via os plasmodesmas localizados nas paredes celulares.*

mais distantes da fonte de nutrientes podem ser supridos com nutrientes por simples difusão ou por fluxo de massa através dos plasmodesmas. Além disso, acredita-se que algumas substâncias se movem através dos plasmodesmas para e a partir do xilema e floema — estes tecidos estão associados ao transporte a longa distância em uma planta.

Como descrito no Cap. 2, um plasmodesma é tipicamente atravessado por um feixe tubular do retículo endoplasmático, chamado de *desmotúbulo,* que é contínuo com o retículo endoplasmático das células adjacentes. Na maioria das fotomicrografias eletrônicas, os desmotúbulos não se parecem com o retículo endoplasmático. Eles são bem menores no diâmetro e contêm uma estrutura central em forma de bastonete. A interpretação do bastonete central focalizou uma considerável controvérsia, mas atualmente a maioria dos pesquisadores acredita que ela representa a face interna da bicamada do retículo endoplasmático fortemente comprimido formando o desmotúbulo (Fig. 4.14). Se a interpretação for correta, o desmotúbulo não apresenta lúmen, e todo o transporte via o plasmodesma seria restringido ao canal margeando o desmotúbulo. Este canal, denominado de *projeção citoplasmática* (anteriormente chamada de "*annulus* citoplasmático"), aparentemente pode ser subdividido em vários canais menores por partículas proteináceas. É interessante notar que estes canais menores apresentam aproximadamente o mesmo diâmetro que os "conexons" das junções de hiato (*gap junctions*) de células animais, os quais formam canais que se comunicam entre as células adjacentes.

Evidências de que o transporte ocorre entre células via plasmodesmas vêm de estudos que envolvem corantes fluorescentes e correntes elétricas. Os corantes que não atravessam facilmente a membrana plasmática podem ser observados se movendo a partir da célula injetada para células vizinhas e mais além (Fig. 4.15). Tais estudos revelaram que a maioria dos plasmodesmas permite a passagem de moléculas com peso molecular de 700 até 900 daltons (um dalton é o peso de um único átomo de hidrogênio), valores bastante adequados para que açúcares e aminoácidos possam se mover livremente através das conexões intercelulares.

A passagem de pulsos de corrente elétrica de uma célula para a outra pode ser monitorada por um eletrodo receptor em células vizinhas. Verificou-se que a extensão da força elétrica detectada varia com a freqüência de plasmodesmas e com o número de células e distância das células entre a injeção e os eletrodos receptores.

Ainda não se sabe se os plasmodesmas têm algum controle no movimento de substâncias entre as células, entretanto alguns pesquisadores teriam verificado a existência de "válvulas" em alguns plasmodesmas.

Resumo

A membrana plasmática regula a passagem de substâncias para dentro e para fora das células, permitindo que a célula mantenha sua integridade estrutural e funcional. Esta regulação depende da interação entre a membrana e as substâncias que passam por ela.

A água é uma das principais substâncias que passam para dentro e para fora das células. A água se move por fluxo de massa, difusão e osmose. O potencial hídrico determina a direção na qual a água se move, isto é, movimento da água se dá de regiões com maior potencial hídrico para regiões com menor potencial hídrico. O fluxo de massa é o movimento total das moléculas de água, como quando a água desce as montanhas ou se move em resposta à pressão.

A difusão envolve o movimento independente das moléculas e resulta em um movimento ao longo de um gradiente de concentração. O dióxido de carbono e o oxigênio são duas moléculas importantes que se movem para dentro e para fora das células por difusão através da membrana plasmática. A difusão é mais eficiente quando a distância é pequena e a diferença no gradiente de concentração for acentuada. A taxa do movimento das substâncias dentro das células é aumentada pela corrente citoplasmática.

A osmose é o processo de difusão da água através de membranas diferencialmente permeáveis, isto é, aquela que permite a passagem da água mas impede a passagem dos solutos. Na ausência de outras forças, o movimento da água por osmose se dá de uma região com menor concentração de solutos (maior potencial hídrico) para uma região com maior concentração de solutos (menor potencial hídrico). O turgor (rigidez) das células vegetais resulta da osmose.

As membranas celulares são formadas por bicamadas lipídicas nas quais estão suspensas proteínas globulares. Algumas destas proteínas são proteínas de transporte, que transferem íons e pequenas moléculas polares pela membrana. Três grandes classes de proteínas de transporte são reconhecidas: as de bomba, as transportadoras e as de canal. O transporte a favor de um gradiente de concentração ou um gradiente eletroquímico — transporte passivo — é comum a todos os canais e alguns transportadores.

O transporte contra um gradiente eletroquímico — transporte ativo — é sempre mediado por proteínas transportadoras e requer energia química vinda do ATP.

O movimento controlado de grandes moléculas para dentro e para fora das células pode ocorrer por endocitose ou por exocitose, processos nos quais as substâncias são transportadas em vesículas. A endocitose de material sólido é chamada de fagocitose, enquanto que a endocitose de moléculas dissolvidas é chamada de pinocitose. A exocitose permite que materiais sejam transportados (como alguns componentes celulares) para fora da célula.

O movimento de substâncias entre as células vegetais também pode ocorrer por pequenos feixes de citoplasma, os plasmodesmas, que interconectam os protoplastos de células vizinhas. Tal movimento de substâncias é denominado de transporte simplástico. O movimento de substâncias pelo *continuum* da parede celular é conhecido como transporte apoplástico.

Ver no final do Cap. 7 sugestão para leituras adicionais.

CAPÍTULO 5

O Fluxo de Energia

5.1
A energia do sol do verão está armazenada nestas plantas de trigo, prontas para a colheita. Apenas 1% da energia radiante incidente sobre o campo de trigo é convertida em energia química armazenada.

A vida na terra depende do fluxo de energia proveniente das reações termonucleares que ocorrem no núcleo do sol (Fig. 5.1). A quantidade de energia enviada pelo sol para a terra é de 13×10^{23} (o número 13 seguido de 23 zeros) calorias por ano. Cerca de um terço desta energia solar é imediatamente refletida de volta para o espaço. A maior parte dos dois terços restantes é absorvida pela terra e convertida em calor. Apenas cerca de 1% da energia solar que atinge a terra é transformada na energia que impulsiona quase todos os eventos biológicos através de uma série de processos realizados pelas células das plantas e outros organismos fotossintetizantes. Os sistemas vivos trocam energia uns com os outros, transformando a energia radiante do sol em energia química e mecânica utilizada pelos organismos vivos (Fig. 5.2).

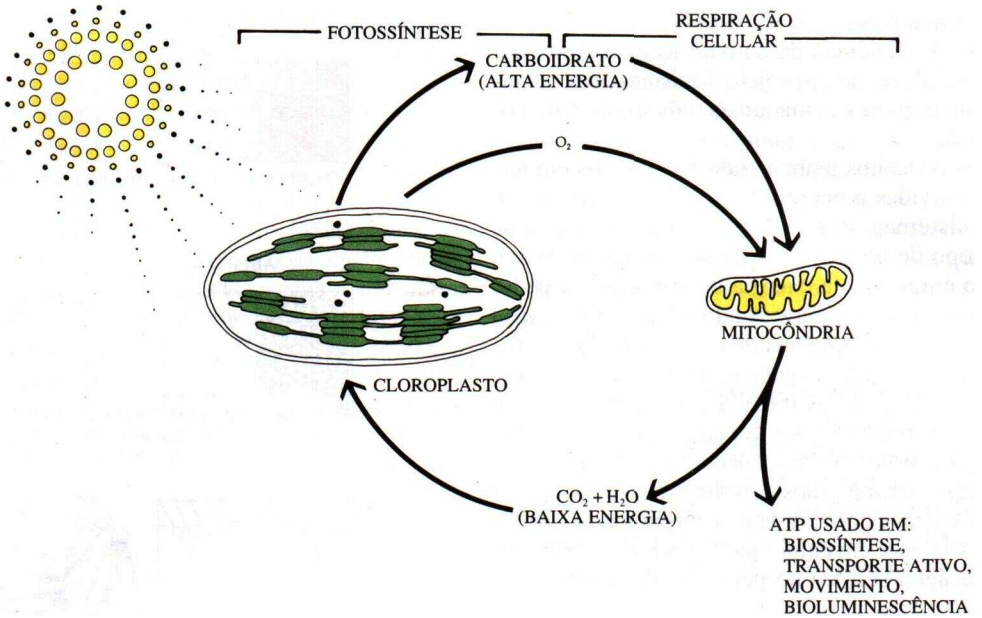
Estes conceitos sobre o relacionamento vital entre plantas e animais, entre energia e vida, fazem parte do estudo da **termodinâmica** — a ciência das trocas de energia. Antes de examinarmos os detalhes sobre o modo pelo qual os organismos fotossintetizantes utilizam a energia solar, vamos primeiro considerar alguns princípios-chaves da termodinâmica e então explorar a maneira pela qual as enzimas medeiam muitas das reações e processos realizados pelas células.

As Leis da Termodinâmica

Energia é um conceito abstrato. Ela é geralmente definida operacionalmente, isto é, mais pelo que faz do que pelo que é: energia pode realizar trabalho.

A PRIMEIRA LEI

O desenvolvimento das máquinas a vapor no final do século 18 mudou o pensamento científico quanto à natureza da energia. A energia tornou-se associada ao trabalho; calor e movimento passaram a ser vistos como formas de energia: calor = **energia térmica** e movimento = **energia cinética.** O caminho estava aberto para a formulação das leis da termodinâmica. A **primeira lei da termodinâmica** afirma, simplesmente: *Energia pode ser transformada de uma forma em outra mas não pode ser criada ou destruída.*



5.2
Um exemplo de fluxo de energia biológica. A energia radiante da luz solar é produzida pelas reações de fusão que ocorrem no sol. Os cloroplastos, presentes em todas as células fotossintetizantes eucarióticas, captam esta energia, que é armazenada temporariamente no ATP e utilizada para converter água e CO_2 em carboidratos tais como a glicose, amido e outras moléculas que servem como alimentos. O oxigênio é liberado para o ar como um produto destas reações fotossintéticas.

As mitocôndrias — organelas presentes em essencialmente todas as células eucarióticas — degradam estes carboidratos e capturam a sua energia armazenada em moléculas de ATP. Este processo — a respiração celular — consome oxigênio e produz gás carbônico e água, completando o ciclo.

Em cada transformação, parte da energia é dissipada para o ambiente na forma de calor. Assim, o fluxo de energia biológica tem um sentido único e só pode ter continuidade se houver entrada de energia a partir do sol.

Na máquina a vapor de uma locomotiva, por exemplo, a energia química do combustível é convertida em energia térmica quando o combustível é queimado (Fig. 5.3). A energia térmica converte a água líquida da caldeira em vapor. A pressão do vapor movimenta o pistão e assim a energia térmica é convertida em energia cinética. Esta energia cinética é transferida para as rodas da locomotiva e deste modo as rodas começam a girar. Portanto, a energia química (combustível) foi convertida em energia cinética (o trem em movimento).

Se você fosse comparar a quantidade de energia liberada pela queima do combustível com a quantidade utilizada para girar as rodas, você veria que a primeira é muito maior do que a última. À primeira vista, parece que a energia foi destruída e que a primeira lei foi violada, mas um exame mais cuidadoso mostra que a energia cinética do trem não é a única energia produzida. Parte da energia química inicial do combustível foi dissipada como calor do atrito entre as rodas em movimento e os trilhos e outra parte escapou da caldeira através das válvulas de exaustão. Comparando a quantidade de energia liberada pelo combustível com a soma da energia do trem em movimento mais a energia térmica do atrito somada à energia da exaustão, você descobrirá que as duas quantidades de energia são muito próximas uma da outra, conforme determina a *primeira lei.*

O conceito de **energia potencial** também é resultado dos estudos do século 18 sobre as máquinas a vapor. Pode-se atribuir uma certa quantidade de energia potencial a um barril de petróleo ou a uma tonelada de carvão, expressa em termos de

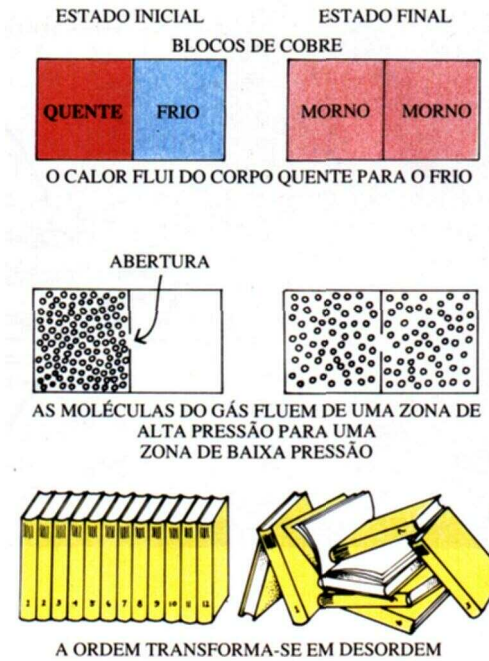
5.3
Nesta locomotiva, a energia armazenada no combustível fóssil do carvão é liberada pela queima do carvão para produzir energia térmica, que converte a água líquida em vapor. O vapor é então utilizado para movimentar o pistão, que faz com que as rodas girem. Deste modo, a energia química armazenada no carvão foi convertida em energia cinética. O excesso de calor da caldeira é dissipado através de uma válvula de exaustão.

quantidade de calor que o petróleo ou carvão poderiam liberar quando queimados. A eficiência de conversão da energia potencial em energia útil depende do projeto do sistema de conversão de energia. A maior parte das máquinas trabalha com menos de 25% de eficiência.

Embora esses conceitos tenham sido formulados em termos de máquinas movidas a energia térmica, eles também se aplicam a outros sistemas. Por exemplo, uma pedra grande empurrada até o topo de uma colina ganha energia potencial. Dado um pequeno empurrão (a energia de ativação), a pedra rolará colina abaixo outra vez, convertendo a energia potencial em energia cinética e em energia térmica, produzida pelo atrito. Conforme mencionado anteriormente, a água também possui energia potencial (Cap. 4). À medida que a água se move em fluxo de massa do topo de uma queda d'água ou de uma represa, ela pode girar uma turbina conectada a uma engrenagem que, por exemplo, tritura grãos de milho. Neste sistema, a energia potencial da água é convertida na energia mecânica das turbinas, das engrenagens e em calor, que é produzido pelo próprio movimento da água bem como pelo giro das rodas e engrenagens.

A luz é outra forma de energia, assim como a eletricidade. A luz pode ser transformada em energia elétrica e a energia elétrica pode ser transformada em luz (por exemplo, deixando-a fluir através de um filamento de tungstênio numa lâmpada de bulbo).

A primeira lei da termodinâmica afirma que nas trocas e nas conversões de energia, onde quer que elas ocorram e o que quer que elas envolvam, a soma da energia dos produtos de uma reação com a energia liberada pela reação é igual à energia possuída pelos reagentes iniciais.



5.4
Alguns exemplos da segunda lei da termodinâmica. Em cada caso, a concentração de energia — no bloco quente de cobre, nas moléculas de gás sob pressão e nos livros cuidadosamente organizados — é dissipada. Na natureza, o processo tende em direção ao acaso, à desordem. Apenas uma entrada de energia pode reverter esta tendência e recompor o estado inicial a partir do estado final. Em último caso, entretanto, a desordem prevalecerá, pois a quantidade de energia total do universo é finita.

A SEGUNDA LEI DA TERMODINÂMICA

Do ponto de vista biológico, a **segunda lei da termodinâmica** é a mais interessante. Ela prevê a direção de todos os eventos envolvendo trocas de energia; assim ela pode ser chamada de "seta do tempo". Uma maneira de enunciar a segunda lei é: *Em todas as trocas e conversões de energia, se nenhuma energia entra ou sai do sistema em estudo, a energia do estado final será sempre menor do que a energia do estado inicial.* A segunda lei está de acordo com a experiência do dia-a-dia (Fig. 5.4). Espontaneamente, uma pedra pode rolar colina abaixo, mas nunca colina acima. O calor fluirá de um objeto quente para um objeto frio e nunca no sentido contrário. Nossas células podem processar carboidratos enzimaticamente para produzir dióxido de carbono e água mas — tendo em vista não sermos capazes de captar a energia do sol como o fazem as plantas — nossos processos enzimáticos não podem produzir carboidratos a partir do dióxido de carbono e da água.

Um processo no qual a energia potencial no estado final seja menor do que a do estado inicial é do tipo que produz energia (caso contrário, haveria uma violação da primeira lei da termodinâmica). Um processo que produz energia é **exergônico** ("energia para fora"). Em contraposição, as reações **endergônicas** ("energia para dentro") necessitam de energia. Conforme a segunda lei prevê, apenas as reações exergônicas podem ocorrer espontaneamente. Para prosseguir, as reações endergônicas exigem uma entrada de energia que seja maior do que a diferença de energia entre produtos e reagentes.

Um fator importante em se determinar se uma reação é exergônica ou não é o ΔH, a variação do conteúdo de calor do sistema (Δ significa variação e H conteúdo de calor). Conforme mencionado no apêndice A, a variação de energia que ocorre quando a glicose é, por exemplo, oxidada pode ser medida em um calorímetro e expressa em termos de ΔH. A oxidação de um mol de glicose produz 673 quilocalorias. (Um mol é a quantidade da substância, em gramas, que se iguala ao seu peso molecular. Por exemplo, o peso atômico do carbono é 12 e o peso atômico do oxigênio é 16, assim o peso molecular do CO_2 é 44. Um mol de CO_2 é, portanto, igual a 44 gramas de CO_2.)

$$C_6H_{12}O_6 + 6O_2 \rightarrow 6CO_2 + 6H_2O$$
$$\Delta H = -673 \text{ kcal/mol}$$

De um modo geral, uma reação química exergônica é também uma reação exotérmica — ou seja, ela libera calor e conseqüentemente tem um ΔH negativo. Entretanto existem exceções. Uma das mais dramáticas é encontrada em uma substância conhecida como pentóxido de dinitrogênio, que se decompõe espontaneamente e com força explosiva formando dióxido de nitrogênio e oxigênio, e assim fazendo ela absorve calor:

$$2N_2O_5 \rightarrow 4NO_2 + O_2$$
$$\Delta H = +26{,}18 \text{ kcal/mol}$$

Em resumo, outro fator, além do ganho e perda de calor, pode determinar a direção de um processo. Este fator, chamado de **entropia,** é uma medida da desordem, ou aleatoriedade de

um sistema. Vamos voltar a utilizar a água como um exemplo. A mudança do gelo para a água líquida e a mudança da água líquida para o estado de vapor são processos endotérmicos — uma quantidade de calor considerável é absorvida das redondezas quando eles ocorrem. Todavia, sob condições apropriadas, estas variações ocorrem espontaneamente. O fator chave nestes processos é o aumento da entropia. No caso da mudança de gelo para água, um sólido está sendo transformado em um líquido e algumas pontes de hidrogênio que mantêm as moléculas da água juntas no cristal (gelo) estão sendo quebradas. Quando a água se transforma em vapor, as pontes de hidrogênio restantes são rompidas à medida que as moléculas de água se separam, uma a uma. Em cada caso, a desordem do sistema aumenta.

A noção de que existe mais desordem associada a objetos menores e mais numerosos do que em relação a poucos objetos maiores está de acordo com a nossa experiência diária. Se existem 20 papéis sobre a escrivaninha, a possibilidade de desordem é maior do que se existissem 2 ou mesmo 10. Se cada um dos 20 papéis é cortado ao meio, a entropia do sistema — ou capacidade de aleatoriedade — aumenta. A relação entre entropia e energia é também uma idéia comum. Se você encontrasse o seu quarto arrumado e seus livros em ordem alfabética na estante, você iria reconhecer que alguém realizou este trabalho — que houve um gasto de energia. De modo semelhante, organizar os papéis sobre a escrivaninha exige gasto de energia.

Agora vamos retornar para a questão das variações de energia que determinam o sentido de uma reação química. Conforme discutido, tanto as variações no conteúdo de calor de um sistema (ΔH) como as variações na entropia (que é simbolizado como ΔS) contribuem para a variação global da energia. Esta variação global — que integra calor e entropia — é chamada de **variação de energia livre** e é simbolizada como ΔG, em homenagem ao físico americano Josiah Willard Gibbs (1839-1903), que foi o primeiro a sistematizar estas idéias.

Tendo em mente o conceito de ΔG, vamos examinar outra vez a oxidação da glicose. O ΔH desta reação é -673 kcal/mol. O ΔG é de -686 kcal/mol. Portanto, o fator entropia contribuiu com 13 kcal/mol para a variação da energia do processo. Neste caso, mudanças no conteúdo de calor e na entropia contribuem para o estado de energia mais baixo dos produtos da reação.

A relação entre ΔG, ΔH e entropia é dada pela seguinte equação:

$$\Delta G = \Delta H - T\,\Delta S$$

Esta equação afirma que a variação da energia livre é igual à variação do conteúdo de calor (um valor negativo para reações exotérmicas, lembre) menos a variação da entropia multiplicada pela temperatura absoluta. Em reações exergônicas, ΔG é sempre negativo, mas ΔH pode ser negativo, positivo ou zero. Considerando que T é sempre positivo, quanto maior a variação da entropia, mais negativo será o valor de ΔG, isto é, mais exergônica será a reação. Portanto, é possível enunciar a segunda lei de outro modo mais simples: *Em geral, todos os processos naturais são exergônicos.*

A BIOLOGIA E A SEGUNDA LEI

As leis da termodinâmica são de uma importância crucial para a biologia. Isto porque elas são os princípios organizadores sob os quais numerosos tipos de processos diferentes podem ser unificados. Além disso, como veremos nos capítulos seguintes, elas possibilitam um tipo de sistematização bioquímica.

A implicação mais interessante da segunda lei, no que se refere à biologia, é a relação entre entropia e ordem. Os sistemas vivos gastam, continuamente, grandes quantidades de energia para manterem a ordem. Raciocinando em termos de reações químicas, os sistemas vivos gastam energia, continuamente, para manterem uma posição distante do equilíbrio. Se o equilíbrio ocorresse, as reações químicas da célula iriam parar, em todos os sentidos, e nenhum trabalho adicional iria ser executado. No equilíbrio, a célula iria morrer.

Reações de Oxidação-Redução

As reações químicas são essencialmente transformações de energia nas quais a energia armazenada nas ligações químicas é transferida para outras ligações recentemente formadas. Em tais transferências, ocorre a movimentação de elétrons de um nível de energia para outro (ver o Apêndice A). Em muitas reações, os elétrons passam de um átomo ou molécula para outro. Estas reações, conhecidas como reações de oxidação-redução (ou redox), são de grande importância para os sistemas biológicos. A *perda* de um elétron é conhecida como **oxidação** e o átomo ou molécula que perde o elétron é dito oxidado. A razão pela qual a perda de elétron é chamada de oxidação é a de que o oxigênio, que atrai fortemente os elétrons, é o aceptor de elétrons mais freqüente.

A **redução** envolve um *ganho* de elétron. Oxidação e redução ocorrem simultaneamente; o elétron perdido pela molécula oxidada é aceito por outra molécula, que é então reduzida; daí o termo "reações redox".

As reações redox podem envolver apenas um elétron solitário, como quando o sódio perde um elétron, ficando na forma oxidada Na^+, e o cloro ganha um elétron, ficando em sua forma reduzida Cl^-. Freqüentemente, entretanto, a oxidação de moléculas orgânicas envolve a remoção de elétrons e de íons hidrogênio (prótons) e a redução de tais moléculas envolve ganho de elétrons e prótons. Por exemplo, quando a glicose é oxidada, elétrons e íons hidrogênio são perdidos pela molécula de glicose e ganhos pelo oxigênio para a formação de água:

$$C_6H_{12}O_6 + 6O_2 \rightarrow 6CO_2 + 6H_2O + \text{energia}$$

Os elétrons movem-se para níveis de energia mais baixos à medida que os átomos se reorganizam para formar as moléculas do produto, havendo liberação de energia.

Inversamente, durante a fotossíntese, os elétrons e íons hidrogênio são transferidos da água para o dióxido de carbono, desse modo reduzindo o dióxido de carbono e, eventualmente, formando glicose:

$$6CO_2 + 6H_2O + \text{energia} \rightarrow C_6H_{12}O_6 + 6O_2$$

Neste caso, os elétrons são forçados para níveis mais altos de energia pela entrada da energia que é necessária para que a reação ocorra.

Nos sistemas vivos, as reações que capturam energia (fotossíntese) e as reações que liberam energia (glicólise e respiração) são reações de oxidação-redução. Conforme vimos, a oxidação completa de um mol de glicose libera 686 quilocalorias de energia livre (ou seja, $\Delta G = -686$ kcal/mol). De modo

inverso, a redução do dióxido de carbono para formar um mol de glicose armazena 686 quilocalorias de energia livre nas ligações químicas da glicose. Se a energia liberada durante a oxidação da glicose ocorresse de uma só vez, a maior parte dela seria dissipada como calor. Esta energia, além de ser inútil para a célula, resultaria num aumento de temperatura que iria destruí-la. Entretanto, ao longo da evolução, os seres vivos desenvolveram mecanismos enzimáticos que regulam estas reações químicas — e uma multidão de outras — de tal forma que a energia é armazenada em ligações químicas específicas. A partir destas ligações, a energia pode ser liberada paulatinamente, em pequenas quantidades, de acordo com as necessidades da célula.

As Enzimas e os Sistemas Vivos

Em qualquer sistema vivo, milhares de reações químicas diferentes ocorrem, muitas delas simultaneamente. A soma de todas estas reações é denominada **metabolismo** (do grego *metabolē*, significando "mudança"). Se as reações químicas fossem listadas individualmente, seria difícil compreender as atividades do metabolismo celular. Felizmente, existem alguns princípios orientadores que nos conduzem através do labirinto do metabolismo celular. Primeiramente, quase todas as reações químicas que ocorrem nas células envolvem **enzimas** — os catalisadores e reguladores dos processos metabólicos dos sistemas vivos. Em segundo lugar, os bioquímicos agrupam estas reações em séries ordenadas de etapas denominadas vias; cada via, freqüentemente, contém dezenas ou mais de reações em seqüência. Cada via tem uma função específica na vida de células e organismos. Além disso, certas vias têm muitas etapas em comum, tais como aquelas relacionadas com a síntese de aminoácidos diferentes e de várias bases nitrogenadas. Algumas vias convergem; por exemplo, a via pela qual os lipídios são quebrados para produzir energia converge para a mesma via através da qual a glicose é quebrada para produzir energia.

Muitos sistemas vivos possuem vias específicas. As células vegetais gastam energia para construir as paredes celulares, uma atividade não desempenhada pelas células animais. Não é surpreendente verificar que as diferenças entre células e organismos refletem-se não só em suas formas e funções, como também em sua bioquímica. O que é surpreendente, entretanto, é a extraordinária semelhança encontrada em grande parte do metabolismo quando se comparam organismos muito diferentes; as diferenças em muitas vias metabólicas de seres humanos, carvalhos, fungos e medusas são muito pequenas. Algumas vias são encontradas em quase todos os sistemas vivos.

A magnitude do trabalho químico realizado pelas células é ilustrada pelo fato de, em sua maior parte, as milhares de moléculas diferentes encontradas dentro de uma célula serem sintetizadas lá. O conjunto das reações químicas envolvidas com estas sínteses é denominado *anabolismo*. As reações anabólicas geralmente envolvem um aumento na organização dos átomos (um decréscimo na entropia) e são, quase sempre, dependentes de energia (endergônicas). As células estão também constantemente envolvidas na degradação de moléculas maiores. Estas atividades, coletivamente conhecidas como **catabolismo,** envolvem um decréscimo na organização dos átomos (um aumento da entropia) e são, geralmente, liberadoras de energia (exergônicas). As reações catabólicas têm duas finalidades: (1) liberam a energia exigida pelo anabolismo e outros trabalhos celulares e (2) servem como fonte de matéria-prima para processos anabólicos. Assim, os dois aspectos do metabolismo — anabolismo e catabolismo — são essenciais para as atividades normais da célula.

Os sistemas vivos realizam esta multidão de atividades químicas sob condições cuidadosamente controladas. A maior parte de suas reações químicas é realizada dentro das células vivas e milhares de tipos de moléculas diferentes estão misturadas. As temperaturas não podem ser altas; caso contrário, muitas das estruturas frágeis das quais a vida depende seriam destruídas. De que modo todo esse trabalho químico complexo é realizado? Esta questão pode ser respondida com uma única palavra: enzimas. Sem as enzimas, as reações bioquímicas iriam ocorrer tão lentamente, que para todos os fins práticos elas não ocorreriam de modo algum, e as atividades que nós associamos à vida deixariam de existir.

As Enzimas como Catalisadores

As enzimas são os catalisadores das reações biológicas. Elas assemelham-se a outros catalisadores no fato de que não são consumidas durante a reação, podendo assim ser utilizadas repetidamente. Entretanto, as enzimas diferem de outros catalisadores por terem uma ação altamente seletiva. Algumas enzimas catalisam uma reação apenas com um único conjunto de reagentes. Em reações catalisadas por enzimas, o reagente (ou reagentes) sobre o qual a enzima opera é chamado de seu substrato. A seletividade que a enzima exibe ao escolher o **substrato** é conhecida como sua **especificidade.**

As enzimas aceleram enormemente a taxa com que as reações ocorrem. Por exemplo, a reação do dióxido de carbono com a água,

$$CO_2 + H_2O \rightleftharpoons H_2CO_3$$

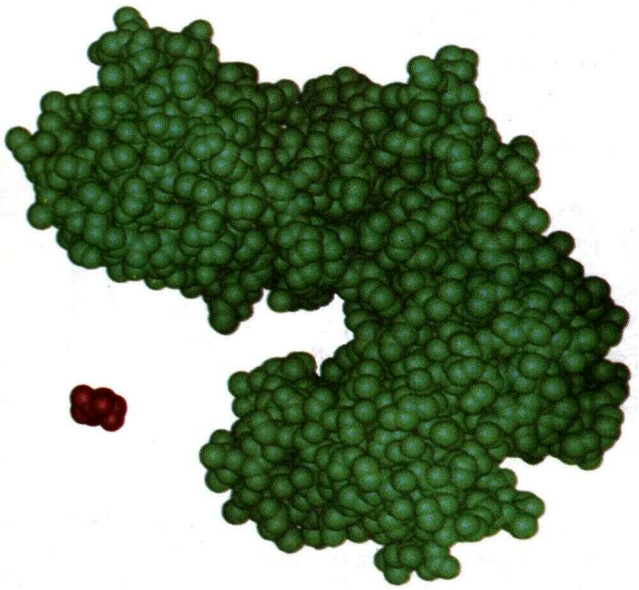
pode ocorrer espontaneamente, como acontece nos oceanos. No corpo humano, entretanto, esta reação é catalisada por uma enzima, a anidrase carbônica. A anidrase carbônica é uma das enzimas mais eficientes que se conhecem — cada molécula da enzima leva à produção de cerca de 6×10^5 (600.000) moléculas do produto, o ácido carbônico, por segundo. A reação catalisada é cerca de 10^7 vezes mais rápida do que a não catalisada.

O SÍTIO ATIVO

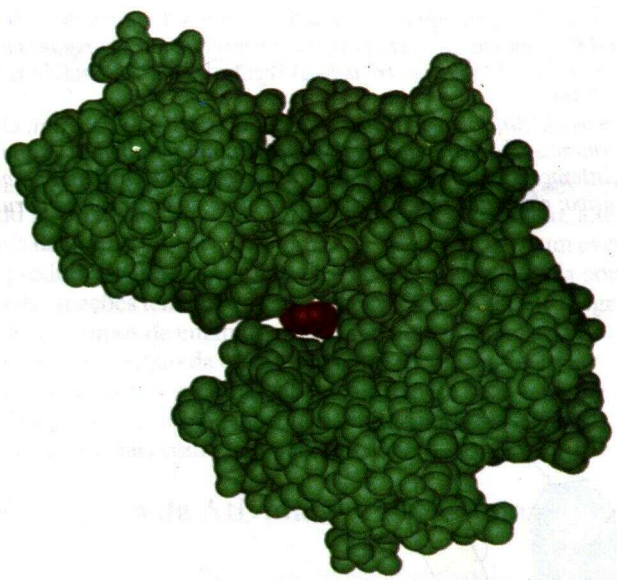
A grande maioria das enzimas são proteínas globulares complexas de uma ou mais cadeias de polipeptídeos (ver Cap. 3). Elas dobram-se formando sulcos ou bolsos nos quais a molécula ou moléculas reagentes — o substrato — encaixam e onde as reações ocorrem. Esta região da enzima é conhecida como **sítio ativo** (Fig. 5.5). O sítio ativo é formado por uma dobra muito exata da cadeia polipeptídica. A interação entre o sítio ativo e o substrato é muito precisa.

O sítio ativo possui não só uma forma tridimensional precisa como também possui, com exatidão, um conjunto de áreas carregadas e sem cargas, hidrofílicas e hidrofóbicas em suas superfícies de ligação. Se uma região particular do substrato tem uma carga negativa, a região correspondente no sítio ativo tem uma carga positiva e assim por diante. Conseqüentemente, o sítio ativo não só confina a molécula do substrato como também a orienta na direção correta.

Os aminoácidos envolvidos no sítio ativo não precisam ser adjacentes uns aos outros nas cadeias polipeptídicas. De fato,



(a)



(b)

5.5
(a) Modelos espaciais da enzima hexoquinase de leveduras (verde) e um de seus substratos, a glicose (vermelha). Tais modelos, que são produzidos por técnicas de computador, mostram a forma tridimensional das moléculas. (b) Aqui, a molécula de glicose é mostrada colidindo com a enzima e se ligando ao seu sítio ativo que se assemelha a uma fenda no interior da molécula de hexoquinase. Na ausência de glicose, a hexoquinase tem uma fenda aberta. Quando a glicose está ligada à hexoquinase, a fenda fica parcialmente fechada.

numa enzima com estrutura quaternária, estes aminoácidos podem mesmo estar em cadeias polipeptídicas diferentes (Fig. 5.6). Os aminoácidos são aproximados no sítio ativo através de dobraduras precisas das cadeias polipeptídicas da molécula.

A HIPÓTESE DO AJUSTE INDUZIDO

Estudos sobre a estrutura das enzimas têm sugerido que a ligação que ocorre entre a enzima e o substrato altera a conformação da enzima, induzindo assim um ajuste ainda maior entre os sítios ativos e os reagentes. Acredita-se que este *ajuste induzido* possa ocasionar uma certa deformação nas moléculas reagentes, facilitando ainda mais a reação (Fig. 5.7).

Cofatores da Ação das Enzimas

A atividade catalítica de algumas enzimas parece depender apenas de suas estruturas protéicas. A maioria das enzimas, entretanto, exige um ou mais componentes não-protéicos, denominados **cofatores**, sem os quais as enzimas não funcionam. Em tais casos, a parte protéica da enzima é chamada de *apoenzima*.

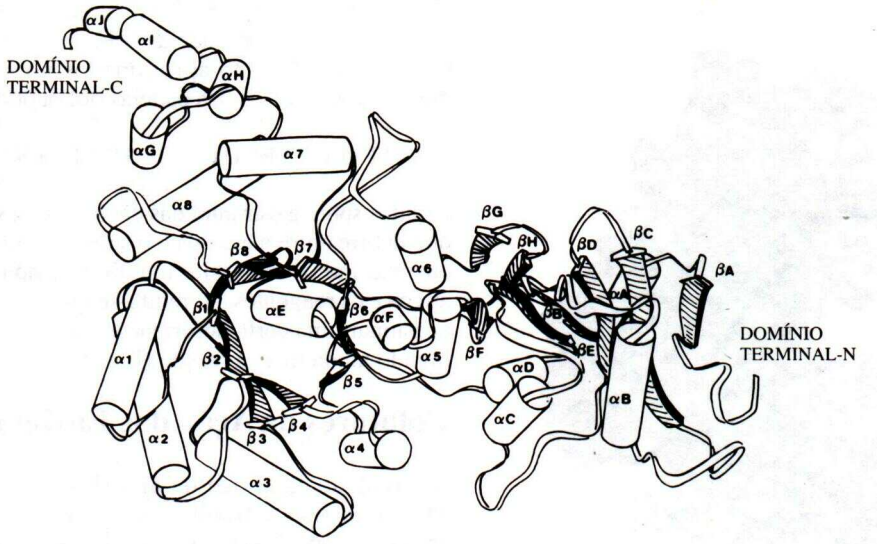
ÍONS COMO COFATORES

Certos íons são cofatores de enzimas específicas. Por exemplo, o íon magnésio (Mg^{2+}) é exigido pela maioria das reações enzimáticas envolvendo a transferência de um grupo fosfato de uma molécula para outra. As duas cargas positivas do íon magnésio mantêm a posição dos dois grupos fosfato negativamente carregados. Outros íons, tais como o Ca^{2+} e K^{+}, desempenham papéis similares em outras reações. Em alguns casos os íons servem para manter a proximidade das dobras de proteínas enzimáticas.

COENZIMAS E VITAMINAS

Cofatores orgânicos não-protéicos também podem desempenhar um papel crucial nas reações catalisadas por enzimas. Tais cofatores são denominados **coenzimas**. Por exemplo, em algumas reações de oxidação-redução, os elétrons são transferidos para uma molécula que atua como um aceptor de elétrons. Existem muitos aceptores de elétrons diferentes dentro de uma determinada célula e cada um é feito sob medida para reter os elétrons em níveis de energia ligeiramente diferentes. Como exemplo, vamos examinar apenas um, a nicotinamida adenina dinucleotídeo (NAD^{+}), que é mostrada na Fig. 5.8. À primeira vista, a molécula de NAD^{+} parece complexa e pouco familiar, mas se você olhá-la mais atentamente descobrirá que reconhece a maioria dos seus componentes. As duas unidades de ribose (açúcar de cinco carbonos) são ligadas através de uma *ponte de pirofosfato*. Uma das unidades de ribose está ligada à base nitrogenada adenina. A outra é ligada a uma segunda base nitrogenada, a nicotinamida. Uma base nitrogenada ligada a um açúcar é chamada de *nucleosídeo*, e um nucleosídeo mais um grupo fosfato é chamado de **nucleotídeo.** Uma molécula que contém duas unidades destas é chamada de dinucleotídeo.

O anel nicotinamida constitui a extremidade ativa do NAD^{+}, isto é, a parte que aceita elétrons. A nicotinamida é uma vitamina — a niacina. As vitaminas são compostos exigidos em pequenas quantidades pelos organismos vivos; os seres humanos e outros animais não podem sintetizar vitaminas e portanto precisam obtê-las em suas dietas. Quando a nicotinamida está



5.6
Diagrama esquemático da estrutura de uma das duas subunidades da risbulose 1,5-bisfosfato carboxilase/oxigenase (Rubisco) da bactéria fotossintetizante Rhodospirillum rubrum. *(As alfa hélices são representadas por cilindros e as folhas beta pregueadas, por setas. A Rubisco é uma enzima-chave na fixação fotossintética de dióxido de carbono, catalisando a carboxilação da ribulose 1,5-bisfosfato, a primeira etapa do ciclo de Calvin (ver Cap. 7). Esta enzima também catalisa a oxigenação da ribulose 1,5-bisfosfato, a primeira etapa da fotorrespiração.*

A subunidade que consiste em 466 resíduos de aminoácidos é uma proteína de "dois domínios", com um domínio N-terminal menor e um domínio C-terminal maior. O domínio N-terminal consiste nos resíduos 1-137 e contém fitas beta βA-βE, que formam folhas pregueadas beta com cinco fitas misturadas. A hélice A situa-se de um lado da folha beta e as hélices B e C do outro lado. A região de cadeia estendida após a hélice D faz conexão com o domínio terminal C, que consiste nos resíduos 138-466.

As duas subunidades da enzima interagem firmemente para formar a molécula funcional da Rubisco de Rhodospirillum rubrum. *O centro desta área de ligação consiste em interações entre os dois domínios terminais-C e entre duas regiões do domínio terminal-N de uma subunidade e regiões de domínio terminal-C da segunda subunidade. Estas interações entre subunidades têm importância funcional porque alguns resíduos envolvidos ocorrem dentro ou próximo das regiões do sítio ativo; conseqüentemente, cada sítio ativo da enzima é construído a partir de resíduos das duas subunidades.*

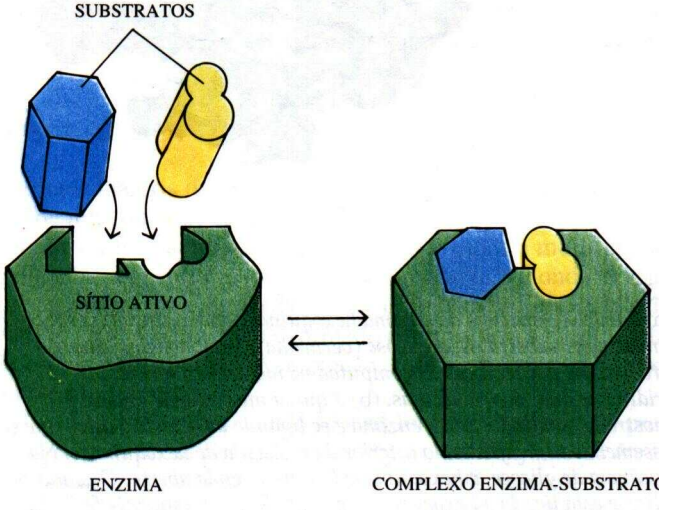
presente, nossas células podem usá-la para sintetizar NAD^+. Muitas vitaminas são coenzimas ou partes de coenzimas.

A nicotinamida adenina dinucleotídeo, como muitas outras coenzimas, é reciclada. Ou seja, o *NAD^+* é regenerado quando o NADH + H^+ passa seus elétrons para outro aceptor. Assim, embora esta coenzima esteja envolvida em muitas reações celulares, o número real de moléculas de NAD^+ exigidas é relativamente pequeno.

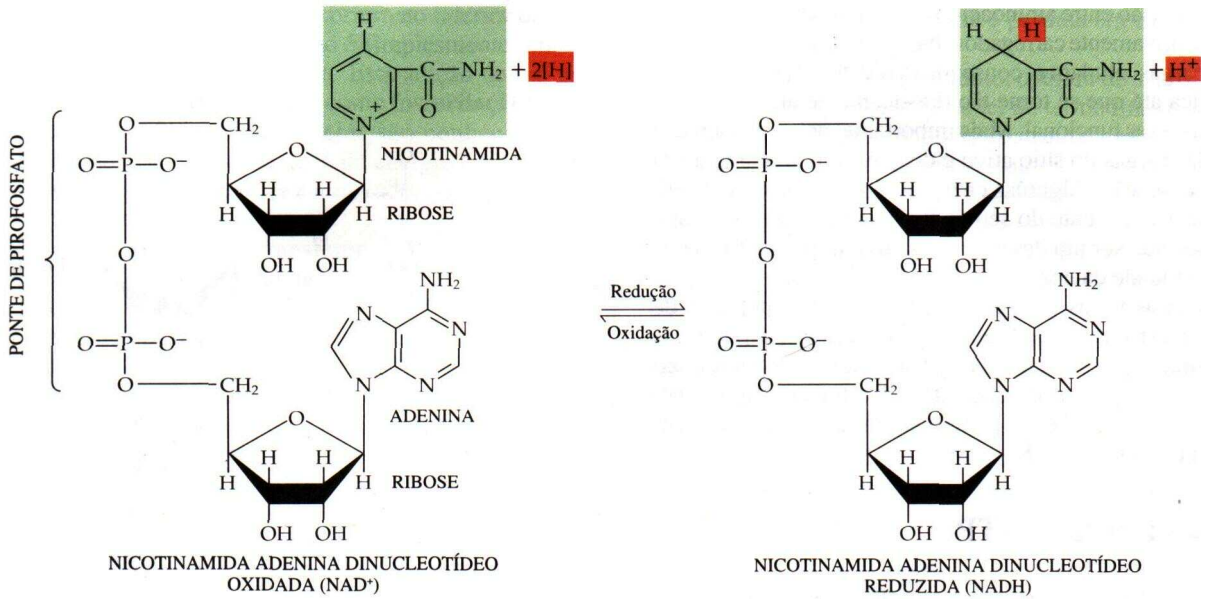
Algumas enzimas utilizam cofatores que permanecem ligados à proteína. Tais fatores são denominados *grupos prostéticos*. Exemplos de *grupos prostéticos* são os aglomerados de ferro-enxofre das ferridoxinas (ver Cap. 7) e o piridoxal fosfato (vitamina B_6) de algumas transaminases.

As Vias Enzimáticas

As enzimas estão envolvidas numa série de etapas ordenadas — as vias que mencionamos anteriormente. Conseqüentemente, um organismo realiza suas atividades químicas com uma extraordinária eficiência. Primeiro, há pouco acúmulo de produtos não utilizados, pois cada produto tende a ser usado na reação seguinte da via. A segunda vantagem de tal seqüência de reações é compreensível quando se considera que a maioria das reações ocorre nos dois sentidos, ou seja, elas são reversíveis (ver o Apên-



5.7
Um modelo da hipótese do ajuste induzido da ação enzimática. Acredita-se que o sítio ativo seja flexível e portanto ajustável em sua forma ou conformação à molécula do substrato. Isto induz um ajuste particularmente preciso entre o sítio ativo e o substrato, podendo impor também uma certa deformação sobre a molécula do substrato.



5.8
A nicotinamida adenina dinucleotídeo, um aceptor de elétrons, em sua forma oxidada, NAD⁺, e em sua forma reduzida, NADH. A nicotinamida é um derivado do ácido nicotínico, uma das vitaminas B essenciais. Observe como as ligações dentro do anel de nicotinamida deslocam-se quando a molécula muda da forma oxidada para a forma reduzida e vice-versa. A redução do NAD⁺ a NADH requer dois elétrons e um íon hidrogênio (H⁺). Os dois elétrons, entretanto, geralmente se movimentam como componentes de dois átomos de hidrogênio; assim, há um íon hidrogênio "deixado de lado" quando o NAD⁺ é reduzido.

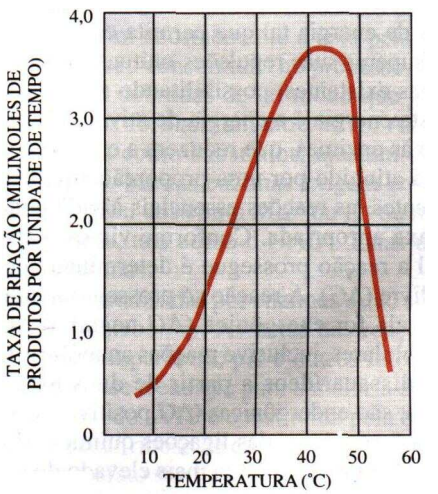
dice A). Se cada produto ao longo de uma série de reações é utilizado pela reação seguinte tão rápido quanto é formado, a tendência da reação inversa é minimizada. Além disso, se um eventual produto final é consumido rapidamente, a seqüência completa das reações tenderá a se completar. Uma terceira vantagem é a de que grupos de enzimas compondo uma via comum podem ser segregados dentro da célula. Algumas são encontradas em sacos envolvidos por membranas na substância fundamental do citoplasma. Outras estão embebidas em membranas de organelas especializadas, tais como mitocôndrias e cloroplastos.

A Regulação da Atividade das Enzimas

Outra característica notável da atividade metabólica das células é a amplitude em que cada célula regula a síntese dos produtos necessários ao seu bem-estar, fazendo-os em quantidades adequadas e nas taxas exigidas. Ao mesmo tempo, as células evitam a superprodução, o que iria desperdiçar tanto energia como matéria-prima. A disponibilidade de moléculas reagentes ou de cofatores é o principal fator limitante da atividade das enzimas e, por esta razão, a maioria das enzimas trabalha em taxas bem inferiores ao seu máximo.

A temperatura afeta as reações enzimáticas. Uma elevação na temperatura aumenta a taxa das reações catalisadas por enzimas, mas somente até um certo ponto. Conforme pode ser visto na Fig. 5.9, a taxa da maioria das reações enzimáticas quase dobra para cada 10° de incremento na temperatura na faixa de 10°C a 40°C, caindo rapidamente após cerca de 40°C. Este aumento na taxa das reações ocorre devido ao aumento da energia dos reagentes; o decréscimo da reação após cerca de 40°C ocorre porque a própria molécula da enzima começa a vibrar, rompendo as forças relativamente fracas que a mantêm em sua forma ativa específica. Esta degradação da molécula da enzima é conhecida como *desnaturação* (ver Cap. 3).

O pH da solução circundante também afeta a atividade da enzima. Entre outros fatores, a conformação de uma enzima depende



5.9
O efeito da temperatura sobre a taxa de uma reação controlada por enzimas. As concentrações de enzimas e moléculas reagentes (substrato) foram mantidas constantes. Como na maioria das reações metabólicas, a taxa desta reação quase dobra a cada 10°C de elevação na temperatura até cerca de 40°C. Acima desta temperatura, a taxa decresce à medida que a temperatura aumenta e em cerca de 60°C a reação paralisa completamente, presumivelmente porque a enzima está desnaturada.

da atração e repulsão entre aminoácidos negativamente carregados (ácidos) ou positivamente carregados (básicos). À medida que o pH muda, estas cargas mudam e, conseqüentemente, a forma da enzima se modifica até que se torne tão drasticamente alterada que a enzima deixa de ser funcional. Mais importante, provavelmente, é a alteração das cargas do sítio ativo e do substrato afetando a sua capacidade de ligação. Algumas enzimas são freqüentemente encontradas em pH diferente do seu ótimo, sugerindo que esta discrepância pode não ser um descuido evolutivo mas uma forma de controle da atividade da enzima.

Os sistemas vivos também têm formas mais precisas de ativar e desativar enzimas. Algumas enzimas são produzidas numa forma inativa e são ativadas, geralmente, por outra enzima, apenas quando elas são necessárias. Os mecanismos específicos pelos quais as enzimas podem ser induzidas ou reprimidas são discutidos no Cap. 8.

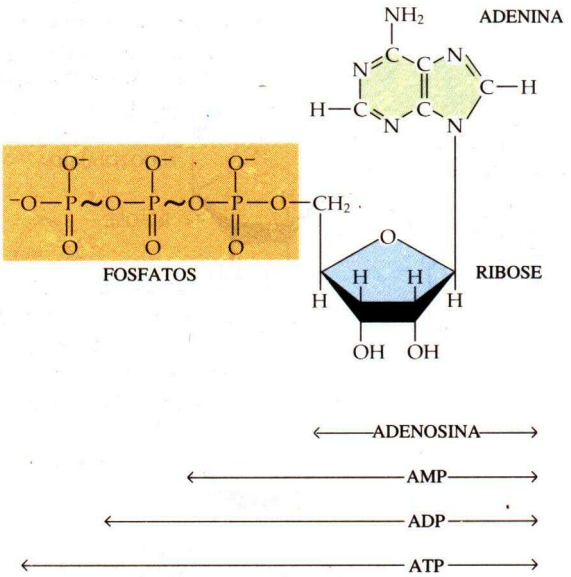
O Fator de Energia: ATP

Todas as atividades biossintéticas (anabólicas) da célula (assim como muitas outras atividades) exigem energia. Uma grande proporção desta energia é fornecida por uma molécula singular, **adenosina trifosfato (ATP),** um derivado de nucleotídeo que é a principal moeda de energia da célula.

À primeira vista, o ATP (Fig. 5.10) também parece ser uma molécula complexa. Entretanto, do mesmo modo que o NAD^+, você descobrirá que suas partes integrantes são familiares. O ATP é feito de adenina, do açúcar ribose de cinco carbonos e de três grupos fosfato. Estes três grupos fosfato, com fortes cargas negativas, são ligados uns aos outros por **ligações fosfoanidras** e ligados à ribose por uma **ligação fosfoéster.**

Para entender o papel do ATP, vamos rever brevemente os conceitos de ligação química e de energia de ligação.

Uma ligação química é uma configuração estável de elétrons. Por esse motivo, as moléculas reagentes devem possuir uma quantidade de energia tal que permita colisões com força suficiente para superar suas repulsões mútuas e enfraquecer as ligações químicas existentes, possibilitando a formação de novas ligações. Esta energia é a energia de ativação (ver o Apêndice A). Devido às enzimas, que reduzem a energia de ativação para um nível já atingido por uma proporção significativa das moléculas reagentes, as reações essenciais à vida podem prosseguir a uma taxa apropriada. Conforme vimos, entretanto, a *direção* na qual a reação prossegue é determinada pela variação da energia livre (ΔG). A reação só prosseguirá numa escala significativa se ela for exergônica (ΔG negativo). Contudo, muitas reações celulares, inclusive reações anabólicas tais como a formação de dissacarídeos a partir de duas moléculas de monossacarídeos, são endergônicas (ΔG positivo). Em tais reações, os elétrons formadores das ligações químicas do produto encontram-se num nível de energia mais elevado do que os elétrons das ligações dos materiais iniciais — ou seja, a energia potencial do produto é maior do que a energia potencial dos reagentes, uma violação aparente da segunda lei da termodinâmica. As células superam esta dificuldade através das **reações acopladas,** nas quais reações endergônicas (ou processos de transporte, tais como o transporte ativo de uma substância contra um gradiente de concentração) são vinculadas a reações exergônicas que fornecem um excesso de energia, tornando o processo global exergônico e, assim, capaz de prosseguir espontaneamente. A molécula que mais freqüentemente fornece energia para tais reações acopladas é o ATP.



5.10
A estrutura da adenosina trifosfato (ATP), adenosina difosfato (ADP) e adenosina monofosfato (AMP). Uma ligação de fosfoéster une o primeiro grupo fosfato à ribose da adenosina, enquanto que as ligações fosfoanidras, designadas pelo símbolo ~, ligam o segundo e terceiro grupos fosfato à molécula. Em pH 7, os grupos fosfato ficam completamente ionizados. Com o objetivo de representar mais precisamente a sua posição na molécula do ATP, giramos a adenina 180° (da direita para a esquerda), a partir da orientação representada na Fig. 5.8.

Devido à sua estrutura interna, a molécula de ATP é bem ajustada a este papel nos sistemas vivos. A energia é liberada das moléculas do ATP quando um grupo fosfato é removido por hidrólise, produzindo uma molécula de ADP (adenosina difosfato):

$$ATP + H_2O \rightarrow ADP + \text{fosfato}$$

No decorrer desta reação, cerca de 7,3 kcal/mol de ATP são liberadas. A remoção de um segundo grupo fosfato produz AMP (adenosina monofosfato) e libera uma quantidade equivalente de energia química:

$$ADP + H_2O \rightarrow AMP + \text{fosfato}$$

As ligações covalentes — isto é, as ligações fosfoanidras — ligando estes dois fosfatos ao resto da molécula são simbolizadas na Fig. 5.10 pelo símbolo ~ e foram, por muitos anos, denominadas ligações de alta energia. Entretanto, esta designação é enganosa porque estas ligações rompem-se facilmente e a energia liberada durante a reação não é inteiramente proveniente das ligações. A diferença de energia entre reagentes e produtos é, parcialmente, o resultado do rearranjo dos orbitais eletrônicos das moléculas de ATP e ADP. Cada um dos grupos fosfato leva consigo uma carga negativa, tendendo portanto a se repelirem. Quando um grupo fosfato é removido, a molécula sofre uma mudança na configuração dos elétrons, resultando numa estrutura com menor energia.

Na maioria das reações que ocorrem no interior da célula, o grupo terminal fosfato do ATP não é simplesmente removido mas transferido para outra molécula. Esta adição de um grupo fosfato a uma molécula é conhecida como **fosforilação;** as enzimas que catalisam tais transferências são conhecidas como *quinases*. Esta reação transfere parte da energia liberada para o composto fosforilado que, assim energizado, pode participar de outras reações metabólicas.

Vamos examinar uma transferência de energia simples envolvendo o ATP na formação de sacarose na cana-de-açúcar. A sacarose é formada a partir dos monossacarídeos glicose e frutose; em condições termodinâmicas padrão, a síntese da sacarose é altamente endergônica, exigindo uma entrada de 5,5 quilocalorias para cada molécula de sacarose formada:

$$\text{glicose} + \text{frutose} \rightleftharpoons \text{sacarose} + H_2O$$

Por outro lado, a síntese da sacarose na cana-de-açúcar, quando acoplada com a quebra do ATP, é realmente exergônica. Durante a seqüência de reações envolvendo a formação de sacarose, um grupo fosfato é transferido para a molécula de glicose e para a molécula de frutose, assim energizando cada uma delas; conseqüentemente, temos a seguinte equação global:

$$\text{glicose} + \text{frutose} + 2\text{ATP} + 2H_2O \rightarrow \text{sacarose} + H_2O + 2\text{ADP} + 2\text{ fosfatos}$$

Nesta reação, 5,5 quilocalorias são utilizadas na formação da sacarose e a diferença global de energia entre produtos e reagentes é de cerca de 9,1 quilocalorias. Deste modo, uma planta de cana-de-açúcar é capaz de formar sacarose devido ao acoplamento entre a hidrólise de duas moléculas de ATP e a síntese de uma ligação covalente entre a glicose e a frutose.

Onde o ATP se origina? Conforme veremos no próximo capítulo, a energia liberada pelas reações catabólicas da célula, tais como a degradação da glicose, é utilizada para "recarregar" a molécula de ADP em ATP. Obviamente, a energia liberada por estas reações catabólicas é originalmente derivada da energia radiante do sol que é convertida, durante a fotossíntese, em energia química. Parte desta energia química é armazenada na molécula do ATP antes de ser convertida em energia de ligação química de outras moléculas orgânicas. Conseqüentemente, o sistema ATP/ADP é universal nas trocas de energia, trafegando entre reações que liberam energia e reações que consomem energia.

Resumo

A vida neste planeta é dependente do fluxo de energia que vem do sol. Uma pequena fração desta energia, capturada pelo processo da fotossíntese, é convertida na energia que dirige as inúmeras outras reações metabólicas dos seres vivos e das quais os sistemas vivos derivam a sua organização.

Na fotossíntese, a energia do sol é utilizada para forjar as ligações de alta energia carbono-carbono e carbono-hidrogênio; assim, na respiração, estas ligações são degradadas formando dióxido de carbono e água, liberando energia. Parte desta energia é utilizada para movimentar os processos celulares, mas como nas máquinas, parte da energia é perdida em cada uma das etapas de conversão de energia.

Os sistemas vivos, portanto, operam de acordo com as leis da termodinâmica. A primeira lei da termodinâmica afirma que energia não pode ser criada ou destruída, embora ela possa ser transformada de uma forma em outra. A energia potencial do estado inicial (ou reagentes) é igual à energia potencial do estado final (ou produtos) somada à energia liberada pelo processo ou reação. A segunda lei da termodinâmica afirma que, ao longo das conversões de energia, se não há entrada ou saída de energia do sistema, a energia potencial do estado final será sempre menor do que a energia potencial do estado inicial. A diferença de energia entre os estados inicial e final é conhecida como variação de energia livre, sendo simbolizada por ΔG. As reações exergônicas (liberadoras de energia) têm um ΔG negativo. Os fatores que determinam o ΔG incluem ΔH, a variação no conteúdo de calor; ΔS, a variação na entropia; e a temperatura absoluta T:

$$\Delta G = \Delta H - T\,\Delta S$$

As transformações de energia na célula envolvem a transferência de elétrons de um nível de energia para outro e, freqüentemente, de um átomo ou molécula para outra. As reações que envolvem a transferência de elétrons de uma molécula para outra são conhecidas como reações de oxidação-redução. O átomo ou molécula que perde os elétrons é oxidada; a que ganha elétrons é reduzida.

O metabolismo engloba todas as reações químicas que ocorrem dentro das células. As reações que resultam na quebra ou degradação de moléculas são coletivamente conhecidas como catabolismo. As reações biossintéticas — a construção de novas moléculas — são denominadas anabolismo. As reações metabólicas ocorrem numa série de etapas ordenadas chamadas de vias. Cada etapa da via é controlada por uma enzima específica.

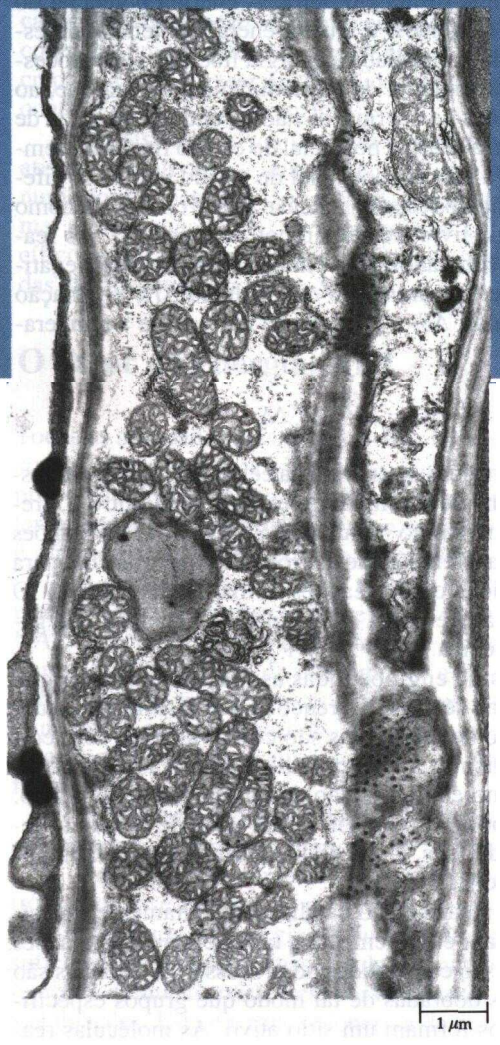
As enzimas atuam como catalisadores altamente específicos; elas aumentam enormemente a taxa pela qual as reações ocorrem, mas não são consumidas no processo. As enzimas são moléculas grandes dobradas de tal modo que grupos específicos de aminoácidos formam um sítio ativo. As moléculas reagentes, conhecidas como substratos, ajustam-se precisamente nestes sítios ativos. Muitas enzimas exigem cofatores, que podem ser íons simples, tais como Mg^{2+} ou K^+ ou moléculas orgânicas não-protéicas, tais como o NAD^+. Estas últimas são denominadas coenzimas.

As reações catalisadas por enzimas estão submetidas a um rígido controle metabólico. As taxas das reações enzimáticas são afetadas por temperatura, pH e outros fatores ambientais.

O ATP fornece a energia para a maioria das atividades da célula. A molécula do ATP é constituída pela base nitrogenada adenina, pelo açúcar ribose de cinco carbonos e três grupos fosfato. Os grupos fosfato são ligados por duas ligações covalentes que são facilmente quebradas, cada uma produzindo cerca de 7,3 kcal/mol. As células são capazes de realizar reações e processos endergônicos acoplando-os a reações exergônicas que fornecem energia em excesso. Tais reações acopladas geralmente envolvem ATP ou compostos trifosfatados relacionados.

CAPÍTULO 6

Respiração



6.1
Mitocôndrias de uma célula de folha de cevada (Hordeum vulgare). *As mitocôndrias são os sítios da respiração celular, processo pelo qual a energia química dos compostos de carbono é transferida para o ATP. A maior parte do ATP é produzida na superfície das cristas por enzimas que fazem parte da estrutura destas membranas. (Um plastídeo solitário é visível no centro desta fotomicrografia.)*

A respiração é o processo pelo qual a energia química dos carboidratos é transferida para o ATP — a molécula carreadora de energia universal —, tornando-se assim disponível para as necessidades imediatas de energia da célula (Fig. 6.1). Nas páginas seguintes, descreveremos, com alguns detalhes, o processo pelo qual a célula degrada os carboidratos, captura e armazena em ligações fosfoanidras do ATP a maior parte da energia liberada. Este processo é descrito em detalhes porque fornece um exemplo excelente tanto dos princípios químicos descritos no capítulo anterior quanto da maneira pela qual as células realizam o seu trabalho bioquímico.

Conforme foi mencionado no Cap. 3, geralmente as moléculas de carboidratos geradoras de energia são armazenadas nas plantas como sacarose ou amido. Uma etapa preliminar, necessária à respiração, é a hidrólise destas moléculas a monossacarídeos. Em geral, considera-se que a respiração em si tem início com a glicose, o produto final da hidrólise da sacarose e do amido.

A glicose pode ser utilizada como fonte de energia tanto em condição aeróbica (presença de O_2), quanto em condição anaeróbica (ausência de O_2). Entretanto, em geral produções máximas de energia, a partir de compostos orgânicos que podem ser oxidados, só podem ser atingidas sob condições aeróbicas. Considere, por exemplo, a reação para a oxidação completa da glicose:

$$C_6H_{12}O_6 + 6O_2 \rightarrow 6CO_2 + 6H_2O + \text{energia}$$

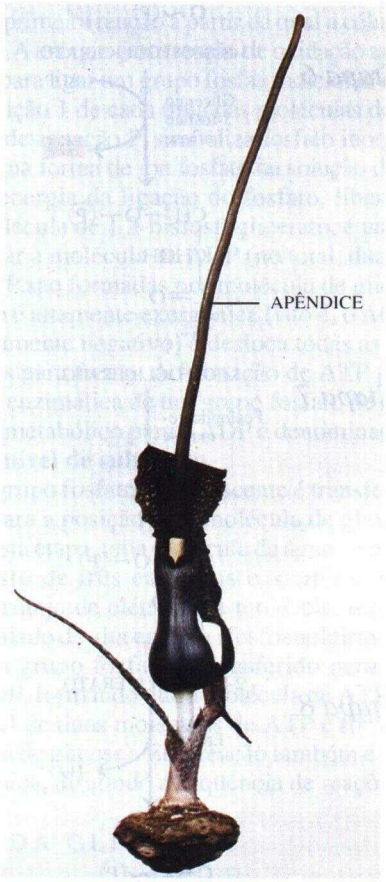
Tendo o oxigênio como último aceptor de elétrons, esta reação é altamente exergônica (produtora de energia), com um ΔG de -686 kcal/mol. Esta reação representa o processo da **respiração.** (Quando a energia é extraída dos compostos sem envolvimento do oxigênio, o processo é chamado de **fermentação**, o que será discutido mais tarde neste capítulo.)

A respiração envolve três etapas distintas: a glicólise, o ciclo de Krebs e a cadeia transportadora de elétrons. Na **glicólise,** a molécula de seis carbonos da glicose é quebrada no par de moléculas de três carbonos do ácido pirúvico ou piruvato. (O ácido pirúvico dissocia-se produzindo piruvato e um íon hidrogênio. O ácido pirúvico e o piruvato existem em equilíbrio dinâmico e os dois termos podem ser utilizados indistintamente.) No

ciclo de Krebs, as moléculas de piruvato são posteriormente oxidadas até dióxido de carbono e água. Os elétrons resultantes passam através da **cadeia transportadora de elétrons.**

À medida que a molécula de glicose é oxidada, parte de sua energia é extraída e armazenada nas ligações fosfoanidras do ATP, numa seqüência de etapas curtas e distintas.

De acordo com a segunda lei da termodinâmica, parte dessa energia química é dissipada como energia térmica. Em pássaros, mamíferos e também em outros vertebrados, o calor gerado na respiração celular é conservado por vários mecanismos que permitem que a temperatura do organismo permaneça acima da temperatura ambiente. Entretanto, em flores e inflorescências de algumas plantas, uma cadeia transportadora de elétrons alternativa produz pouco ATP, e a maior parte da energia livre presente no substrato respiratório — geralmente amido — é liberada na forma de calor. A produção de calor floral (termogênese) encontra-se sob rígido controle biológico, conforme evidenciado pelo fato de que a mesma temperatura superior é alcançada independentemente da temperatura ambiental. Exemplos familiares de tais plantas termogênicas são *Symplocarpus foetidus* e plantas domésticas pertencentes aos gêneros *Dieffenbachia, Philodendron* e *Monstera,* todas membros da família das aráceas (Araceae) (ver o artigo no Cap. 19). Provavelmente o caso mais espetacular de termogênese é encontrado na *voodoo lily* (*Sauromatum guttatum*) (Fig. 6.2). Uma liberação "explosiva" de calor atua como um agente "volatilizador" de odores florais estimulatórios que atraem insetos polinizadores tais como besouros vira-esterco e moscas varejeiras.



6.2
Na planta voodoo lily (Sauromatum guttatum), *a termogênese pode resultar num grande incremento de temperatura da ordem de 14°C e num consumo de oxigênio tão elevado quanto o de um beija-flor em vôo. A liberação "explosiva" de calor funciona como um agente "volatilizador" de odores florais estimulatórios que atraem insetos polinizadores, tais como besouros vira-esterco e moscas varejeiras. O sítio primário de produção tanto de calor quanto de odor é o longo apêndice nu que se projeta a partir da câmara floral, local onde os polinizadores ficam temporariamente aprisionados. Um dia depois, uma segunda "explosão" dentro da câmara floral estimula a atividade destes insetos. Ao mesmo tempo, as flores masculinas derrubam o seu pólen. Esta seqüência de eventos resulta na polinização das flores femininas. A inflorescência então murcha e os insetos ficam livres para escapar e realizar a polinização cruzada em outras inflorescências.*

Glicólise

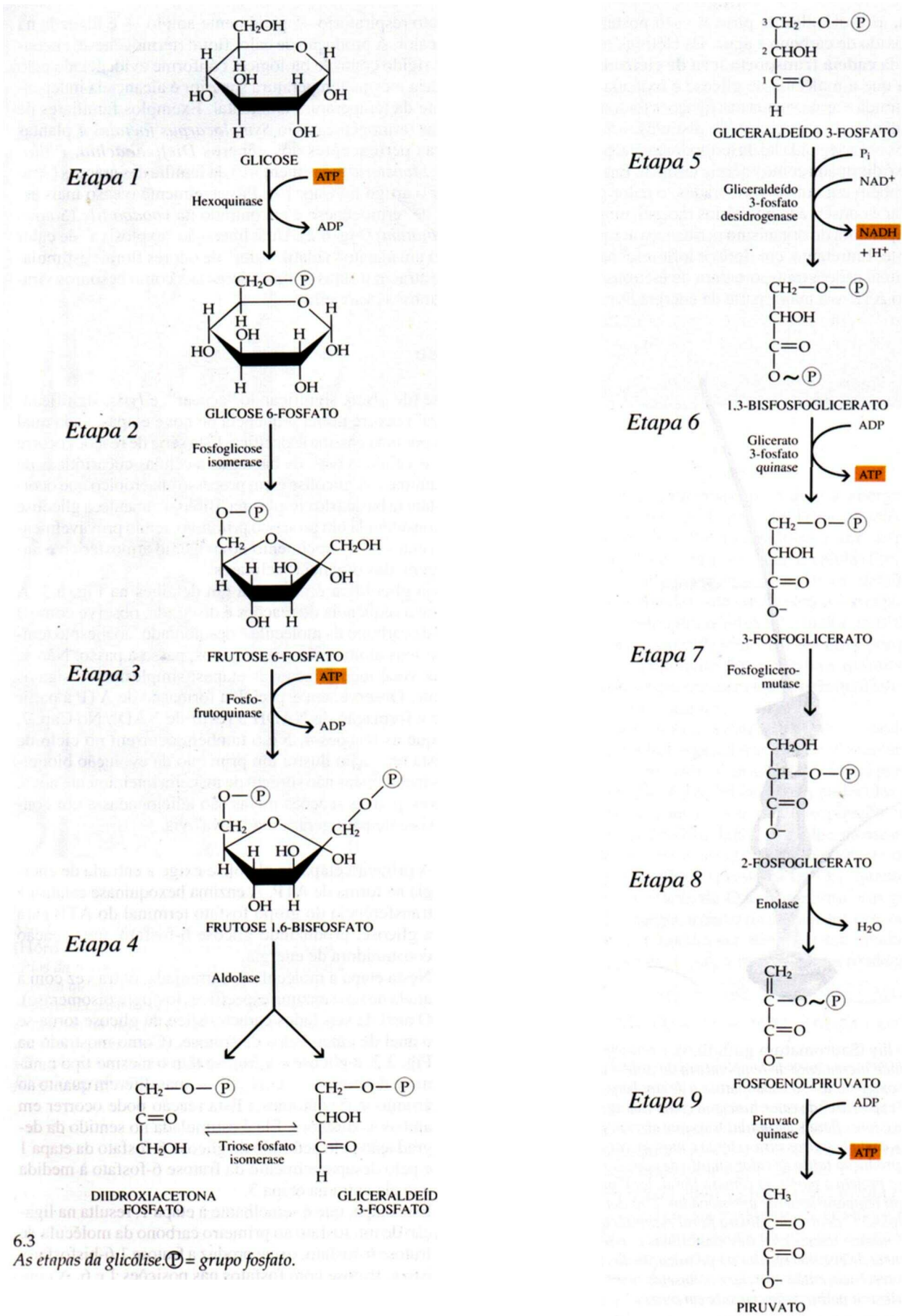
A glicólise (de *glyco,* significando "açúcar", e *lysis,* significando "quebra") ocorre numa seqüência de nove etapas, cada qual catalisada por uma enzima específica. Esta série de reações ocorre em todas as células vivas, de bactérias a células eucarióticas de plantas e animais. A glicólise é um processo anaeróbico que ocorre na substância básica do citoplasma. Biologicamente, a glicólise pode ser considerada um processo primitivo, tendo provavelmente surgido antes do aparecimento do oxigênio atmosférico e antes da origem das organelas celulares.

A via glicolítica é mostrada em detalhes na Fig. 6.3. À medida que a seqüência de reações é discutida, observe como o esqueleto de carbono da molécula é desmontado, ao mesmo tempo em que seus átomos são rearranjados, passo a passo. Não se espera que você memorize estas etapas; simplesmente siga-as atentamente. Observe, em especial, a formação de ATP a partir de ADP e a formação de NADH a partir de NAD^+. No Cap. 7, veremos que as reações 4, 5 e 6 também ocorrem no ciclo de Calvin. Esta repetição ilustra um princípio da evolução bioquímica: vias metabólicas não surgem de maneira inteiramente nova; ao contrário, poucas reações novas são adicionadas a um conjunto já existente para gerar uma "nova" via.

Etapa 1 A primeira etapa da glicólise exige a entrada de energia na forma de ATP. A enzima hexoquinase catalisa a transferência do grupo fosfato terminal do ATP para a glicose, produzindo glicose 6-fosfato, uma reação consumidora de energia.

Etapa 2 Nesta etapa a molécula é rearranjada, outra vez com a ajuda de uma enzima específica (fosfoglicoisomerase). O anel de seis lados característico da glicose torna-se o anel de cinco lados da frutose. (Como mostrado na Fig. 3.2, a glicose e a frutose têm o mesmo tipo e número de átomos — $C_6H_{12}O_6$ —, mas diferem quanto ao arranjo destes átomos.) Esta reação pode ocorrer em ambas as direções. Ela é estimulada no sentido da degradação pelo acúmulo de glicose 6-fosfato da etapa 1 e pelo desaparecimento da frutose 6-fosfato à medida que ela entra na etapa 3.

Etapa 3 Esta etapa, que é semelhante à etapa 1, resulta na ligação de um fosfato ao primeiro carbono da molécula de frutose 6-fosfato, o que produz a frutose 1,6-bisfosfato, isto é, frutose com fosfatos nas posições 1 e 6. A conversão da molécula de glicose na molécula mais energética de frutose 1,6-bisfosfato é conseguida com o



6.3
As etapas da glicólise. Ⓟ = grupo fosfato.

gasto de duas moléculas de ATP. Até aqui, não houve recuperação de energia, mas a produção global irá mais do que compensar este investimento inicial.

Etapa 4 Esta é a etapa de clivagem da glicólise. A molécula de seis carbonos é quebrada em duas moléculas de três carbonos interconversíveis — gliceraldeído 3-fosfato e diidroxiacetona-fosfato. Entretanto, em função da utilização do gliceraldeído 3-fosfato nas reações subseqüentes, toda a diidroxiacetona pode ser convertida em gliceraldeído 3-fosfato. Conseqüentemente, os produtos das reações posteriores devem ser contabilizados duas vezes para corresponder ao destino de cada molécula de glicose. Ao final da etapa 4, as reações preparatórias que exigem o gasto da energia do ATP estão completas.

Etapa 5 A seguir, moléculas de gliceraldeído 3-fosfato são oxidadas — isto é, átomos de hidrogênio com seus elétrons são removidos — e NAD^+ é convertido em NADH. Esta é a primeira reação a partir da qual a célula captura energia. A energia desta reação de oxidação também é utilizada para ligar um grupo fosfato adicional no que é agora a posição 1 de cada uma das moléculas de três carbonos. (A designação P_i simboliza fosfato inorgânico disponível na forma de íon fosfato na solução do citoplasma.)

Etapa 6 A energia da ligação do fosfato, liberada a partir da molécula de 1,3-bisfosfoglicerato, é usada para recarregar a molécula de ADP (no total, duas moléculas de ATP são formadas por molécula de glicose). Esta reação é altamente exergônica (isto é, o ΔG tem um valor altamente negativo) e desloca todas as reações anteriores para frente. A formação de ATP pela transferência enzimática de um grupo fosfato de um intermediário metabólico para o ADP é denominada **fosforilação ao nível de substrato.**

Etapa 7 O grupo fosfato remanescente é transferido da posição 3 para a posição 2 da molécula de glicerato.

Etapa 8 Nesta etapa, uma molécula de água é removida do composto de três carbonos e, como conseqüência do rearranjo de elétrons na molécula, um composto fosforilado de alta energia (fosfoenolpiruvato) é formado.

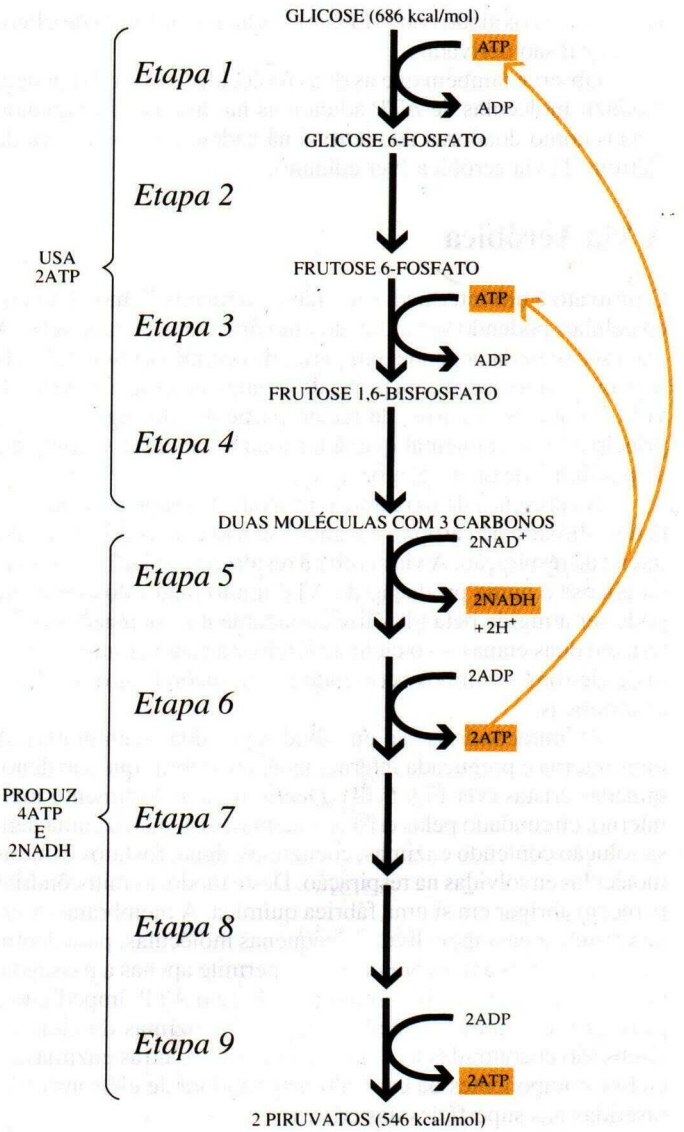
Etapa 9 Um grupo fosfato é transferido para a molécula do ADP, formando outra molécula de ATP (outra vez, um total de duas moléculas de ATP é formado por molécula de glicose). Esta reação também é altamente exergônica, dirigindo a seqüência de reações para adiante.

RESUMO DA GLICÓLISE

A seqüência completa da glicólise começa com uma molécula de glicose (Fig. 6.4). A energia entra na seqüência nas etapas 1 e 3 pela transferência de um grupo fosfato de uma molécula de ATP — uma em cada etapa — para a molécula do açúcar. A molécula de seis carbonos é clivada na etapa 4 e após esse ponto a seqüência produz energia. Na etapa 5, duas moléculas de NAD^+ são reduzidas a NADH, armazenando parte da energia de oxidação do gliceraldeído-3 fosfato. Nas etapas 6 e 9, duas moléculas de ADP recebem energia do sistema formando ligações fosfoanidras adicionais, produzindo assim duas moléculas de ATP.

A glicólise (da glicose ao piruvato) pode ser resumida através da seguinte equação global:

$$\text{glicose} + 2NAD^+ + 2ADP + 2P_i \rightarrow 2\ \text{piruvatos} + 2NADH + 2H^+ + 2ATP + 2H_2O$$



6.4
Um resumo da glicólise. Duas moléculas de ATP e duas moléculas de NADH representam o rendimento de energia. A maior parte da energia armazenada na molécula original de glicose permanece nas duas moléculas de piruvato.

Portanto, uma molécula de glicose é convertida em duas moléculas de piruvato. O produto líquido — o rendimento energético — é de duas moléculas de ATP e de duas moléculas de NADH por molécula de glicose. Duas moléculas de piruvato têm um conteúdo total de energia de cerca 546 quilocalorias, comparado com as 686 quilocalorias armazenadas em um mol de glicose; portanto, a maior parte da energia armazenada na molécula original de glicose ainda permanece presente nas duas moléculas de piruvato.

Note que a glicólise é, em essência, uma reação de oxirredução interna. Compare o substrato original da glicólise (glicose) com as duas moléculas do produto (piruvato). O $-CH_3$ (grupo metil) surge dos carbonos 1 e 6 da molécula de glicose, e estes dois carbonos são mais reduzidos no piruvato do que na glicose. Em contraste, o $-COO^-$ (grupo carboxila) origina-se dos dois carbonos do meio (carbonos 3 e 4) da glicose, e estes carbo-

nos são mais oxidados no piruvato do que na molécula de glicose da qual são derivados.

Observe também que as duas moléculas de NADH podem produzir moléculas de ATP adicionais na mitocôndria quando usadas como doadoras de elétrons na cadeia transportadora de elétrons da via aeróbica (ver adiante).

A Via Aeróbica

O piruvato é um intermediário-chave no metabolismo energético celular, podendo ser utilizado em várias vias metabólicas. A via a ser seguida depende, em parte, das condições sob as quais o metabolismo ocorre, em parte, do organismo específico envolvido, e em alguns casos, do tecido particular do organismo. O principal fator ambiental que determina a rota a ser seguida é a disponibilidade de oxigênio.

Na presença de oxigênio, o piruvato é completamente oxidado a dióxido de carbono e a glicólise não é mais do que a fase inicial da respiração. A via aeróbica resulta na oxidação completa da glicose e numa produção de ATP muito maior do que a que pode ser atingida pela glicólise isoladamente. As reações ocorrem em duas etapas — o ciclo de Krebs e a cadeia transportadora de elétrons — ambos ocorrendo nas mitocôndrias das células eucarióticas.

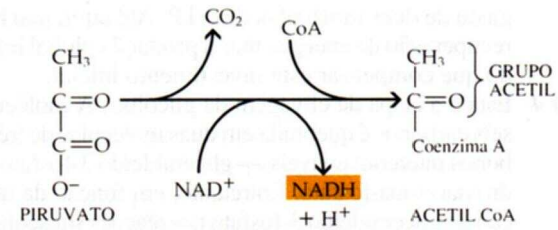
As mitocôndrias são envolvidas por duas membranas. A mais interna é pregueada internamente em dobras que são denominadas cristas (ver Fig. 6.14). Dentro do compartimento mais interno, circundado pelas cristas, encontra-se a matriz, uma densa solução contendo enzimas, coenzimas, água, fosfatos e outras moléculas envolvidas na respiração. Deste modo, as mitocôndrias parecem abrigar em si uma fábrica química. A membrana externa permite a passagem livre de pequenas moléculas, para dentro e para fora, mas a membrana interna permite apenas a passagem de certas moléculas tais como o piruvato e o ATP, impedindo a passagem de outras moléculas. Algumas enzimas do ciclo de Krebs são encontradas na solução da matriz. Outras enzimas do ciclo e componentes da cadeia transportadora de elétrons estão inseridas nas superfícies das cristas.

UMA ETAPA PRELIMINAR: A OXIDAÇÃO DO PIRUVATO

Antes de entrar no ciclo de Krebs, o piruvato é oxidado e descarboxilado. No curso desta reação exergônica, uma molécula de NADH é produzida a partir de NAD^+. Nesta etapa, a continuidade da oxidação da molécula inicial de glicose conduz à formação de dois grupos acetil (CH_3CO), a liberação de duas moléculas de CO_2 e à formação de duas moléculas de NADH (Fig. 6.5).

Cada grupo acetil é então temporariamente ligado à coenzima A (CoA) — uma molécula grande, uma parte sendo um nucleotídeo e a outra parte o ácido pantotênico, uma das vitaminas do complexo B. A combinação do grupo acetil com o grupo CoA é conhecida como acetil CoA (Fig. 6.5).

Os lipídios e os aminoácidos também podem ser convertidos em acetil CoA e entrar, neste ponto, na seqüência respiratória. Uma molécula de triglicerídeo é primeiro hidrolisada a glicerol e três moléculas de ácidos graxos. A partir destes ácidos graxos, começando pela carboxila terminal, dois grupos acetil são sucessivamente removidos na forma de acetil CoA. Uma molécula tal como o ácido palmítico (ver a Fig. 3.9), que contém 16 átomos de carbono, produz oito moléculas de acetil CoA. Os



6.5
A molécula de três carbonos do piruvato é oxidada e descarboxilada para formar o grupo acetil de dois carbonos que se liga à coenzima A para formar acetil CoA. A oxidação da molécula de piruvato é acoplada à produção de NADH a partir do NAD^+. A acetil CoA é a forma pela qual os átomos de carbono derivados da glicose entram no ciclo de Krebs.

aminoácidos também podem ser convertidos em outros intermediários do ciclo de Krebs, tais como o α-cetoglutarato, oxalocetato e fumarato, que entram no ciclo desta forma.

O CICLO DE KREBS

O ciclo de Krebs é assim denominado em homenagem a *Sir* Hans Krebs, o principal responsável pela sua elucidação. Krebs propôs esta via metabólica em 1937 e posteriormente recebeu o prêmio Nobel em reconhecimento ao seu brilhante trabalho. O ciclo de Krebs também é chamado de ciclo do ácido tricarboxílico (TCA) porque é iniciado com a formação de um ácido orgânico (citrato) que apresenta três grupos de ácido carboxílico.

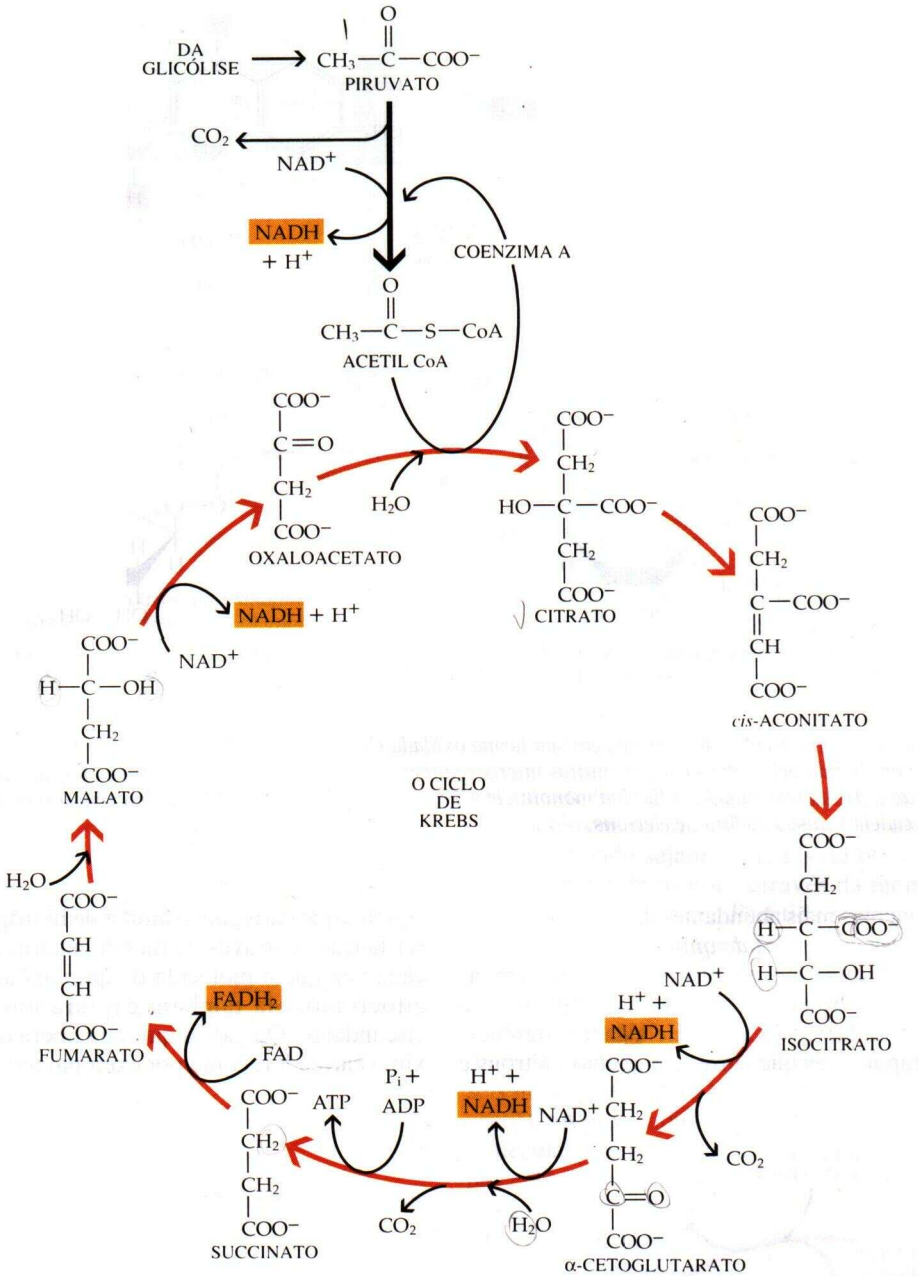
O ciclo de Krebs sempre começa com a acetil CoA, o seu único substrato real. Ao entrar no ciclo de Krebs (Fig. 6.6), os dois átomos de carbono do grupo acetil combinam-se com um composto de quatro carbonos (oxaloacetato) para produzir um composto de seis carbonos (citrato). (A coenzima A é liberada e se combina com um novo grupo acetil.) Ao longo do ciclo, dois dos seis átomos de carbono são oxidados até CO_2 e um oxaloacetato é regenerado, fazendo com que, literalmente, esta seqüência de reações complete um ciclo. Cada volta do ciclo utiliza um grupo acetil CoA e regenera uma molécula de oxaloacetato, pronta para iniciar outra vez o ciclo de Krebs. No decorrer destas etapas, uma parte da energia liberada na oxidação dos átomos de carbono é utilizada para converter ADP em ATP (uma molécula por ciclo) e outra para converter NAD^+ em NADH (três moléculas por ciclo). Adicionalmente, esta energia também é empregada para reduzir um segundo carreador de elétrons — a coenzima flavina adenina dinucleotídeo (FAD) (Fig. 6.7). Uma molécula de $FADH_2$ é formada a partir do FAD a cada volta do ciclo. O oxigênio não está diretamente envolvido no ciclo de Krebs; os elétrons e os prótons removidos durante a oxidação do carbono são todos aceitos pelo NAD^+ e pelo FAD:

$$\text{oxaloacetato} + \text{acetil CoA} + \text{ADP} + P_i + 3NAD^+ + \text{FAD} \rightarrow \text{oxaloacetato} + 2CO_2 + \text{CoA} + \text{ATP} + 3\text{NADH} + 3H^+ + FADH_2$$

O ciclo de Krebs encontra-se resumido na Fig. 6.8.

A CADEIA TRANSPORTADORA DE ELÉTRONS

A molécula da glicose encontra-se agora completamente oxidada. Parte da sua energia foi utilizada para produzir ATP a partir

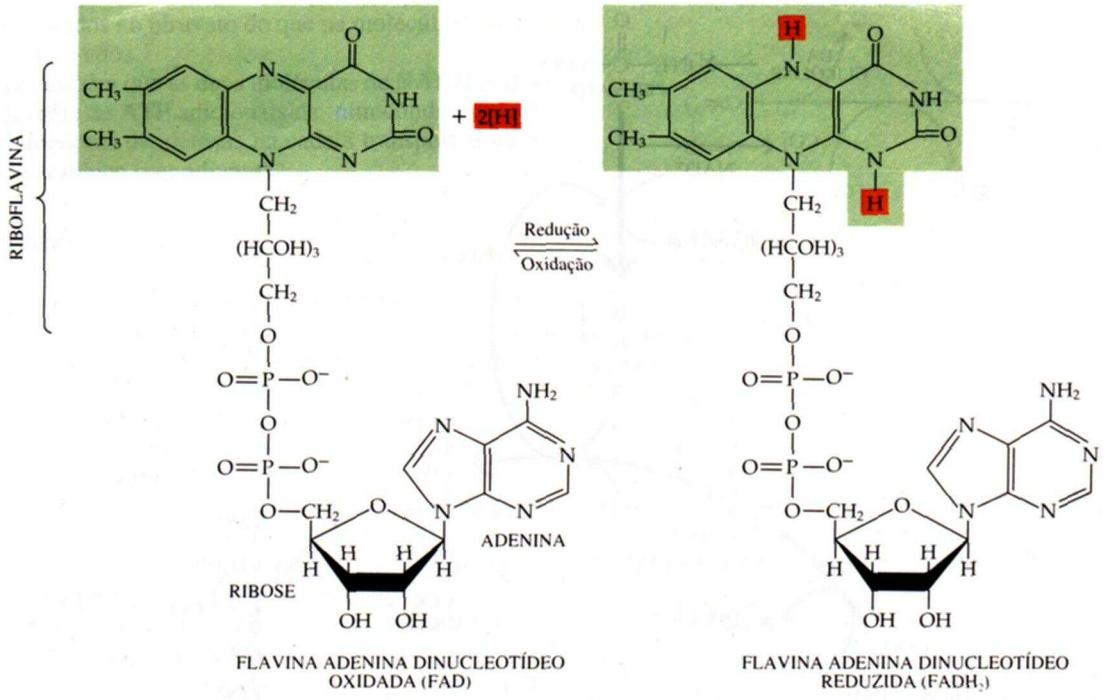


6.6
No ciclo de Krebs, dois carbonos entram como grupo acetil e dois carbonos são oxidados a CO_2; o átomo de hidrogênio é transferido para carreadores de elétrons (NAD^+ e FAD). Como na glicólise, uma enzima específica encontra-se envolvida em cada etapa.

de ADP na fosforilação ao nível de substrato. A maior parte da energia, entretanto, ainda permanece nos elétrons removidos dos átomos de carbono à medida que eles foram sendo oxidados. Estes elétrons foram transferidos para os carreadores NAD^+ e FAD encontrando-se num nível alto de energia. Na cadeia transportadora de elétrons, eles são transportados para níveis mais baixos de energia até o oxigênio. A energia liberada é utilizada para formar ATP a partir de ADP. Este processo é chamado de **fosforilação oxidativa.**

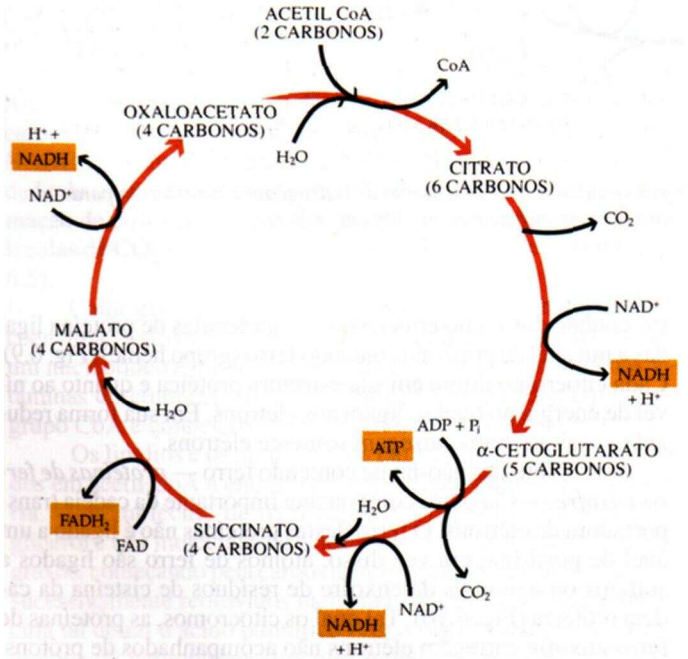
Os carreadores de elétrons da cadeia transportadora de elétrons das mitocôndrias diferem do NAD^+ e do FAD quanto às suas estruturas químicas. Alguns pertencem à classe de compostos conhecidos como *citocromos* — moléculas de proteína ligadas a um anel de porfirina contendo ferro (grupo heme) (Fig. 6.9). Cada citocromo difere em sua estrutura protéica e quanto ao nível de energia no qual se ligam aos elétrons. Em sua forma reduzida, os citocromos carregam somente elétrons.

As proteínas não-heme contendo ferro — *proteínas de ferro-enxofre* — são outro componente importante da cadeia transportadora de elétrons. O ferro destas proteínas não é ligado a um anel de porfirina; em vez disso, átomos de ferro são ligados a sulfetos ou a átomos de enxofre de resíduos de cisteína da cadeia protéica (Fig. 6.10). Tal qual os citocromos, as proteínas de ferro-enxofre carregam elétrons não acompanhados de prótons.

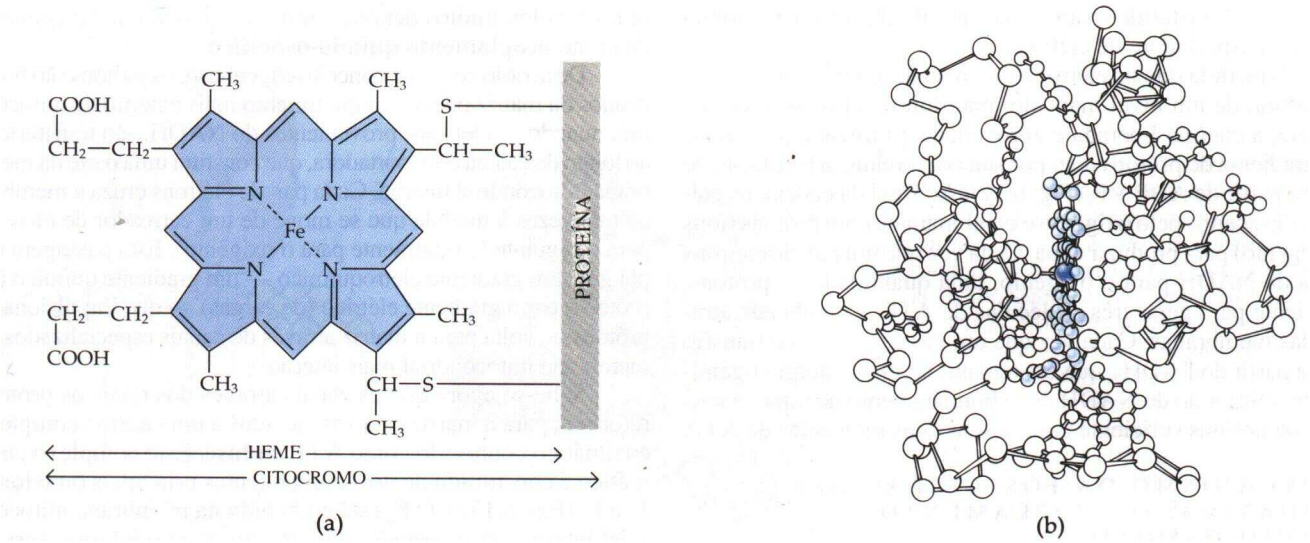


6.7
Flavina adenina dinucleotídeo, um aceptor de elétrons, em sua forma oxidada (FAD) e sua forma reduzida ($FADH_2$). A riboflavina é uma vitamina (vitamina B_2) produzida pelas plantas e por muitos microorganismos. É um pigmento que, em sua forma oxidada, é de um amarelo brilhante. Um aceptor de elétrons relacionado, a flavina mononucleotídeo (FMN), consiste na riboflavina com um grupo fosfato que aceita elétrons do NADH na cadeia transportadora de elétrons.

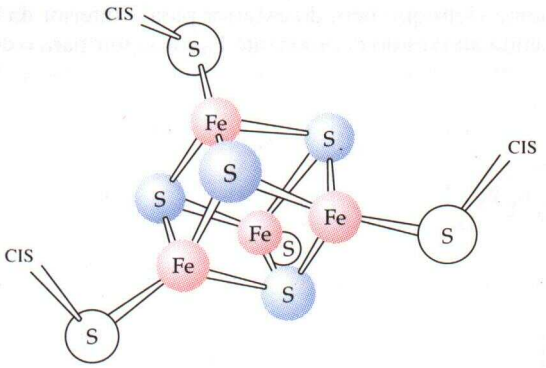
Um dos componentes mais abundantes da cadeia transportadora de elétrons são as *moléculas de quinona* (Fig. 6.11). Diferentemente dos citocromos e proteínas de ferro-enxofre, as quinonas carregam um elétron e um próton — o equivalente a um átomo de hidrogênio. Devido à alternância da transferência de elétrons entre componentes que carregam apenas elétrons e aqueles que carregam o átomo de hidrogênio, os prótons podem ser lançados através da membrana mitocondrial. Por exemplo, cada vez que a molécula de quinona aceita um elétron de um citocromo, ela também captura um próton (H^+) do meio circundante. Quando a quinona libera o seu elétron para o próximo carreador, como por exemplo um citocromo, um próton é



6.8
Um resumo do ciclo de Krebs. Uma molécula de ATP, três moléculas de NADH e uma molécula de $FADH_2$ representam o rendimento energético de cada grupo acetil que passa pelo ciclo.



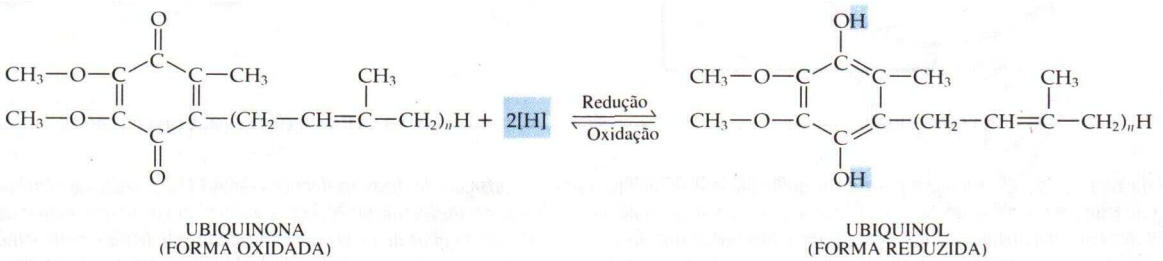
6.9
Os citocromos são moléculas que participam da transferência de elétrons nas mitocôndrias. (a) *Cada citocromo contém um átomo de ferro ligado a um anel contendo nitrogênio (porfirina). O anel de porfirina contendo o átomo de ferro é conhecido como heme. Cada átomo de ferro aceita um elétron e é reduzido de Fe^{3+} para Fe^{2+}. O citocromo mostrado aqui é o citocromo c.* (b) *Estrutura global de uma molécula de citocromo c, mostrando a posição do grupo heme (em cor) dentro de uma proteína globular.*



6.10
Organização postulada para os átomos de ferro e enxofre no centro de uma proteína de ferro-enxofre. O centro de ferro-enxofre, mostrado aqui, consiste em quatro átomos de ferro e oito átomos de enxofre, quatro dos quais provenientes de resíduos de cisteína da cadeia protéica (polipeptídeo) da enzima. Proteínas de ferro-enxofre estão envolvidas na transferência de elétrons.

novamente liberado para o meio. A organização dos carreadores de elétrons nas membranas permite que os prótons capturados de um lado sejam liberados do outro lado, gerando assim um gradiente de prótons através da membrana. A importância deste gradiente será discutida posteriormente. A maior parte das moléculas de quinona liga-se a proteínas e acredita-se que sejam capazes de se mover através da membrana.

No topo da cadeia transportadora de elétrons estão os elétrons carreados pelo NADH e $FADH_2$. Para cada molécula de glicose oxidada, o ciclo de Krebs produz duas moléculas de $FADH_2$ e seis moléculas de NADH. Além disso, a oxidação do piruvato a acetil CoA produz duas moléculas de NADH. Relembre que duas moléculas adicionais de NADH são produzidas na glicólise; na presença de oxigênio, os elétrons destas moléculas de NADH são transportados para a mitocôndria. Os elétrons de todas as moléculas de NADH são transferidos para o aceptor de elétrons flavina mononucleotídeo (abreviado como FMN; ver Fig. 6.7), o primeiro componente da cadeia transportadora de elétrons. Os elétrons do



6.11
Formas oxidada e reduzida da quinona, ubiquinona. A ubiquinona (a forma oxidada da coenzima Q; ver a Fig. 6.12) pode ser reversivelmente reduzida a ubiquinol. A ubiquinona aceita prótons e elétrons de um doador da cadeia transportadora de elétrons. O nome "ubiquinona" é um reflexo da onipresença deste composto (ele ocorre em quase todas as células).

$FADH_2$ são transferidos para um aceptor de elétrons posterior na cadeia transportadora de elétrons.

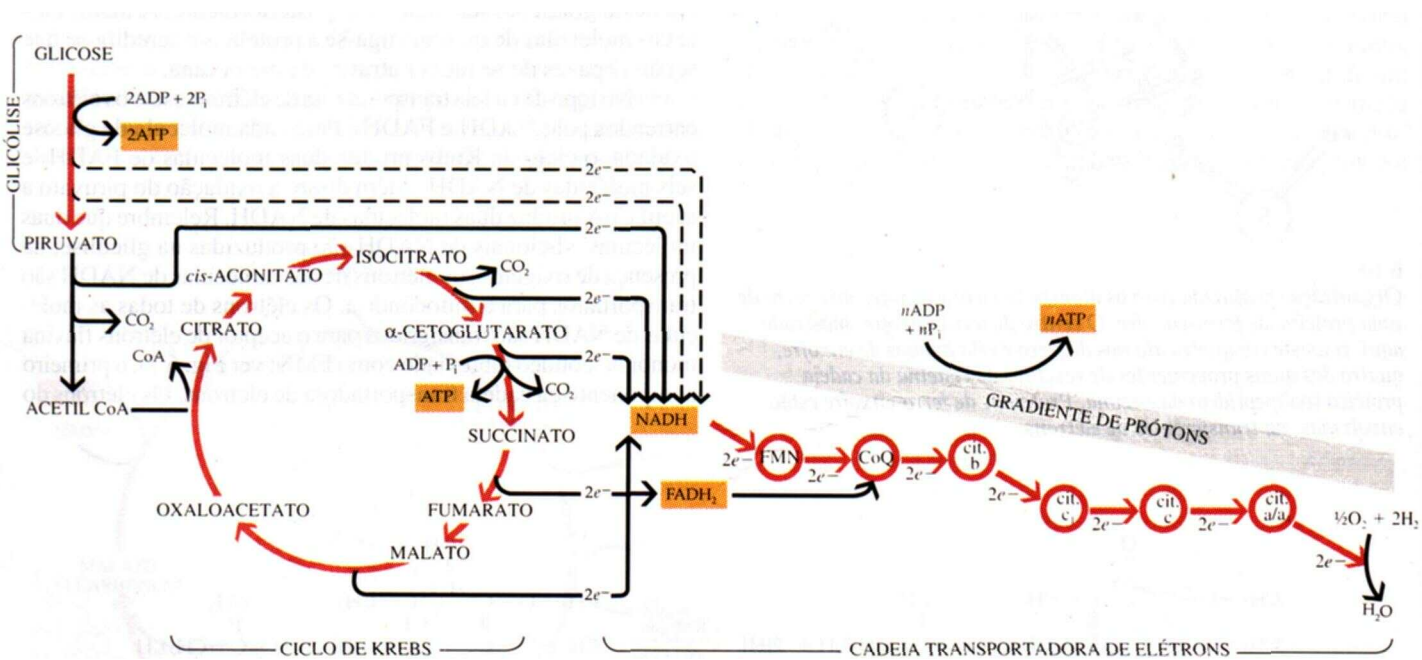
À medida que os elétrons fluem ao longo da cadeia transportadora, de um nível mais alto para um nível mais baixo de energia, a energia liberada é aproveitada e utilizada para gerar um gradiente de prótons que, por sua vez, conduz à formação de ATP a partir de ADP + P_i (Fig. 6.12). Ao final da cadeia, os elétrons são aceitos pelo oxigênio e combinam-se com prótons (íons hidrogênio) para produzir água. Cada vez que um par de elétrons passa do NADH para o oxigênio, uma quantidade de prótons, suficiente para gerar três moléculas de ATP, é bombeada através das membranas. Cada vez que um par de elétrons é transferido a partir do $FADH_2$, que contém um nível de energia ligeiramente inferior ao do NADH, há o bombeamento de uma quantidade de prótons suficiente para formar duas moléculas de ATP.

O MECANISMO DA FOSFORILAÇÃO OXIDATIVA: O ACOPLAMENTO QUÍMIO-OSMÓTICO

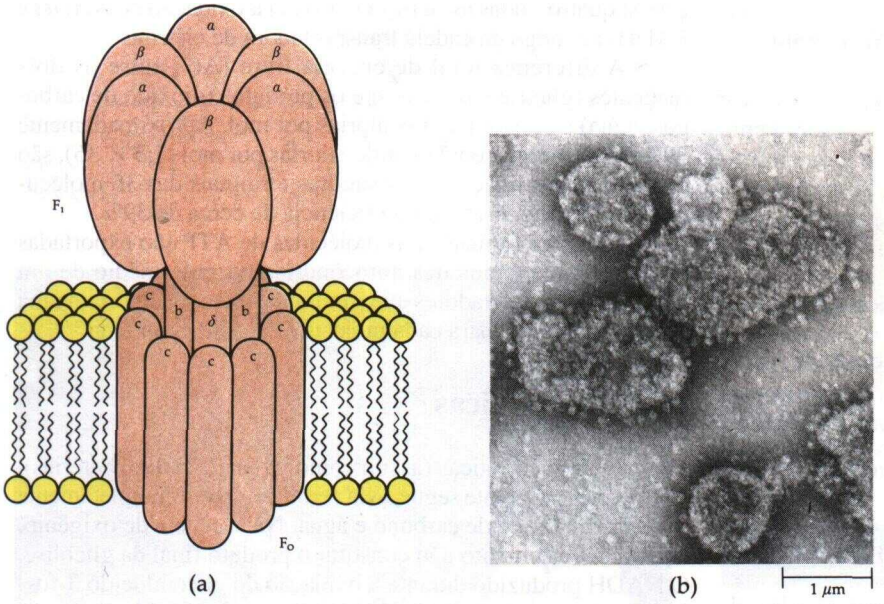
Por muitos anos, o mecanismo da fosforilação oxidativa — isto é, a maneira pela qual o ATP é formado a partir do ADP e do fosfato quando os elétrons passam através da cadeia transportadora — foi um enigma. O maior avanço ocorreu em 1961, quando o bioquímico britânico Peter Mitchell (prêmio Nobel de Química em 1978) propôs que o processo era dirigido pelo gradiente de prótons (uma concentração diferencial de prótons através da membrana) produzido através da membrana interna da mitocôndria durante o transporte de elétrons. A continuidade dos estudos revelou muitos detalhes deste mecanismo que é conhecido como **acoplamento químio-osmótico.**

De acordo com este conceito engenhoso, os prótons são bombeados da matriz para o compartimento mais externo da mitocôndria quando os elétrons, provenientes do NADH, são transferidos ao longo da cadeia transportadora, que constitui uma parte da membrana mitocondrial interna. Cada par de elétrons cruza a membrana três vezes à medida que se move de um carreador de elétrons para o seguinte (e finalmente para o oxigênio). Esta passagem tripla gera um gradiente eletroquímico — um gradiente químico (de prótons) e um gradiente elétrico (de cargas) — que impulsiona os prótons de volta para a matriz através de canais especializados da membrana mitocondrial mais interna.

Sabe-se agora que os canais através dos quais os prótons retornam para a matriz estão associados a um enorme complexo enzimático conhecido como **ATP sintase.** Este complexo enzimático é constituído de dois componentes principais ou fatores, F_0 e F_1 (Fig. 6.13a). O F_0 está embebido na membrana mitocondrial interna, atravessando-a do exterior para o interior, servindo de canal através do qual os prótons fluem. O F_1 está ligado ao F_0 no lado da membrana voltado para a matriz. O componente F_1 parece uma projeção esférica em fotomicrografias eletrônicas (Fig. 6.13b). O fator F_1 isoladamente não pode produzir ATP a partir de ADP e fosfato, mas sim hidrolisar ATP a ADP e fosfato atuando, portanto, como uma ATPase. Entretanto, sua função usual quando ligado ao componente F_0, na mitocôndria intacta, é justamente inversa: à medida que os prótons fluem a favor de um gradiente eletroquímico, do exterior para o interior da matriz, passando através do componente F_0 e a seguir para o com-



6.12
Um resumo da respiração. A glicose é primeiro quebrada atê piruvato, com a produção de duas moléculas de ATP e a redução (linhas pontilhadas) de duas moléculas de NAD^+. O piruvato é oxidado a acetil CoA e uma molécula de NAD^+ é reduzida (note que esta e as reações subseqüentes devem ser contadas duas vezes para cada molécula de glicose; esta passagem de elétrons é indicada por linhas contínuas). No ciclo de Krebs, o grupo acetil é oxidado e aceptores de elétrons, NAD^+ e FAD, são reduzidos. As moléculas de NADH e $FADH_2$ transferem, então, os seus elétrons para a cadeia transportadora constituída, principalmente, por vários citocromos. À medida que os citocromos passam os elétrons para níveis mais baixos de energia, a energia liberada é usada para formar ATP a partir de ADP, como mostrado na Fig. 6.14. Três moléculas de ATP são produzidas para cada par de elétrons transferidos do NADH para o oxigênio e dois ATP para cada par de elétrons transferido do $FADH_2$ para o oxigênio. A cadeia transportadora de elétrons é mostrada de forma resumida, com alguns intermediários omitidos.



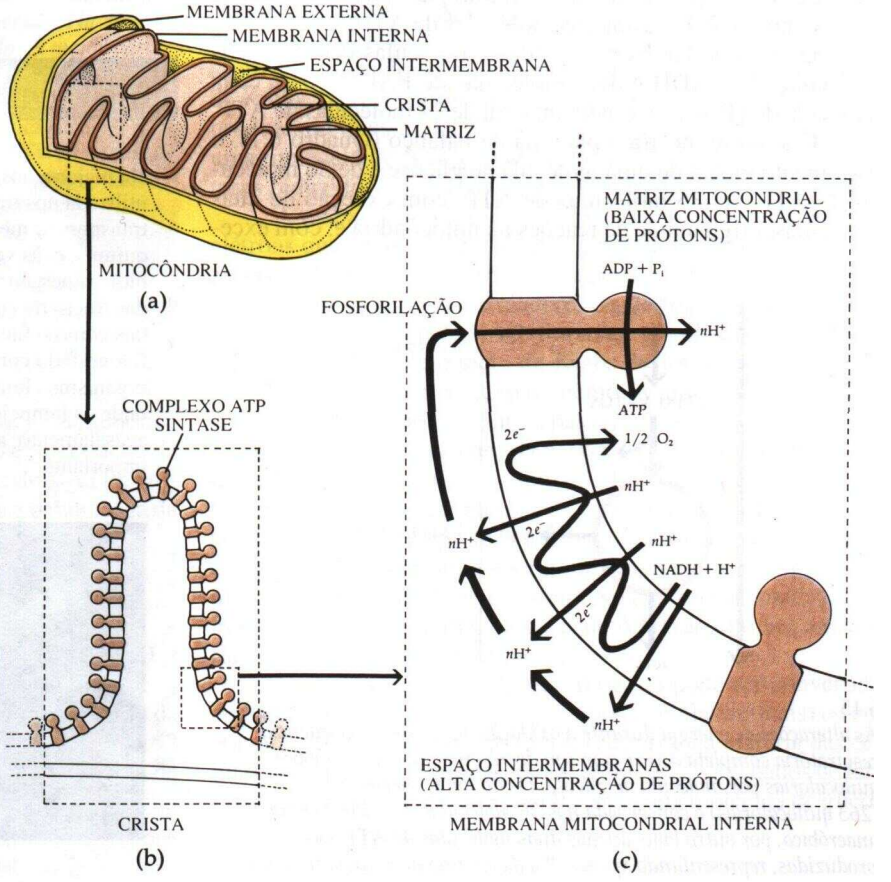
6.13
(a) *Diagrama do complexo ATP sintase. A porção F_0 está embebida na membrana mitocondrial mais interna, estendendo-se através dela, e o componente F_1 avança em direção à matriz mitocondrial. O componente F_1 é um complexo de três subunidades α e três subunidades β, e o componente F_0 é constituído por subunidades c menores que circundam uma subunidade maior (não mostrada). Os dois componentes são ligados entre si através de um estrangulamento constituído de subunidades designadas b e δ.* (b) *Nesta fotomicrografia eletrônica, as projeções esféricas observadas na membrana das vesículas são as porções F_1 do complexo ATP sintase. As vesículas são formadas por membranas internas de mitocôndrias fragmentadas e as projeções esféricas estão voltadas para o meio.*

ponente F_1, a energia livre liberada promove a síntese de ATP a partir do ADP e do fosfato.

A Fig. 6.14 resume o mecanismo de acoplamento químio-osmótico tal como ele ocorre na fosforilação oxidativa. O termo "químio-osmótico" reflete o fato de que a produção de ATP na fosforilação oxidativa inclui tanto processos químicos como o transporte através de uma membrana diferencialmente permeável.

O Controle da Fosforilação Oxidativa

Os elétrons continuam a fluir através da cadeia transportadora apenas se o ADP estiver disponível para a conversão em ATP. Portanto, a fosforilação oxidativa é regulada pela "lei da oferta e da procura". Quando a exigência de energia da célula diminui, um número menor de moléculas de ATP é utilizado, um menor



6.14
(a) *Um diagrama tridimensional de uma mitocôndria.* (b) *Detalhes de uma crista, mostrando o componente F_1 do complexo ATP sintase alinhado na membrana interna, voltado para o lado da matriz.* (c) *De acordo com a hipótese do acoplamento químio-osmótico, prótons são bombeados para fora da matriz mitocondrial quando os elétrons passam pela cadeia transportadora, que é parte integrante da membrana mitocondrial interna. Os prótons, à medida que retornam à matriz, a favor de um gradiente eletroquímico, através do complexo ATP sintase, localizado na membrana interna, liberam energia para a síntese de ATP a partir de ADP e fosfato. O número exato de prótons bombeados para fora da matriz por cada par de elétrons que se move através de cadeia permanece indeterminado, assim como o número de elétrons que precisa atravessar a ATP sintase para que uma molécula de ATP seja formada.*

Quadro 6.1 ***Produção de energia a partir de uma molécula de glicose***

Glicólise:	2 ATP 2 NADH→ 4 ATP	→ 6 ATP
Piruvato → Acetil CoA:	1 NADH → 3 ATP	(×2) → 6 ATP
Ciclo de Krebs:	1 ATP 3 NADH → 9 ATP 1 $FADH_2$ → 2 ATP	(×2) → 24 ATP
		Produção líquida 36 ATP

número de moléculas de ADP torna-se disponível e o fluxo de elétrons decresce.

A PRODUÇÃO GLOBAL DE ENERGIA

Temos agora condições de visualizar quanto da energia originalmente presente na molécula de glicose é recuperada na forma de ATP. A "planilha de balanço" de produção de ATP, apresentada no Quadro 6.1, pode ajudá-lo a acompanhar a discussão que segue.

Na presença de oxigênio, a glicólise produz duas moléculas de ATP diretamente e mais duas moléculas de NADH. Os elétrons ligados a estas duas moléculas de NADH são transportados através da membrana mitocondrial a um "custo" de duas moléculas de ATP. Portanto, o rendimento líquido a partir da reoxidação destas duas moléculas de NADH é de quatro moléculas de ATP.

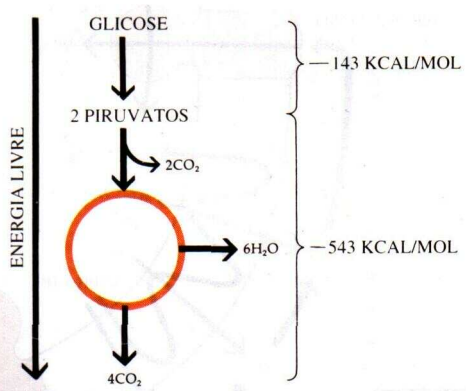
A conversão de piruvato a acetil CoA produz duas moléculas de NADH (dentro da mitocôndria) para cada molécula de glicose, produzindo assim seis moléculas de ATP.

O ciclo de Krebs produz duas moléculas de ATP, seis moléculas de NADH e duas moléculas de $FADH_2$, para cada molécula de glicose, gerando um total de 24 moléculas de ATP.

Conforme mostra a planilha de balanço (Quadro 6.1), o rendimento global de uma molécula de glicose é de 36 moléculas de ATP. As 36 moléculas de ATP, com exceção de duas moléculas, originam-se de reações na mitocôndria e, com exceção de quatro, todas as outras envolvem a oxidação de NADH e $FADH_2$ ao longo da cadeia transportadora de elétrons.

A diferença total de energia livre (ΔG) entre os dois reagentes (glicose e oxigênio) e os produtos (dióxido de carbono e água) é de −686 quilocalorias por mol. Aproximadamente 39% desta energia, ou 263 quilocalorias por mol (7,3 × 36), são capturados nas ligações fosfoanidras terminais das 36 moléculas de ATP (Fig. 6.15), uma eficiência de cerca de 39%.

Uma vez formadas, as moléculas de ATP são exportadas através da membrana das mitocôndrias por intermédio de um sistema de transportadores que, simultaneamente, importam uma molécula de ADP para cada molécula de ATP exportada.



6.15
As alterações de energia durante a oxidação da glicose. A seqüência respiratória completa ocorre com um decréscimo de energia de 686 quilocalorias por molécula de glicose. Deste total, apenas 39% (263 quilocalorias) é conservada nas 36 moléculas de ATP. Na via anaeróbica, por outro lado, apenas duas moléculas de ATP são produzidas, representando apenas 2% da energia disponível na glicose.

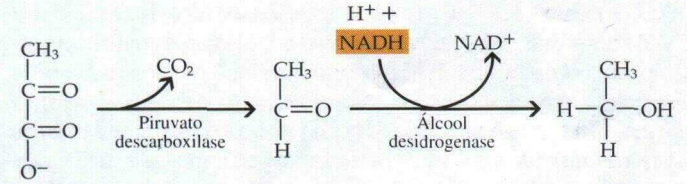
Vias Anaeróbicas

Em células eucarióticas (assim como na maioria das bactérias), o piruvato geralmente segue a via aeróbica, sendo completamente oxidado a dióxido de carbono e água. Na ausência de oxigênio, entretanto, o piruvato não constitui o produto final da glicólise. O NADH produzido durante a oxidação do gliceraldeído 3-fosfato precisa ser reoxidado a NAD^+. Sem esta reoxidação, a glicólise iria parar devido à exaustão do NAD^+ como aceptor de elétrons.

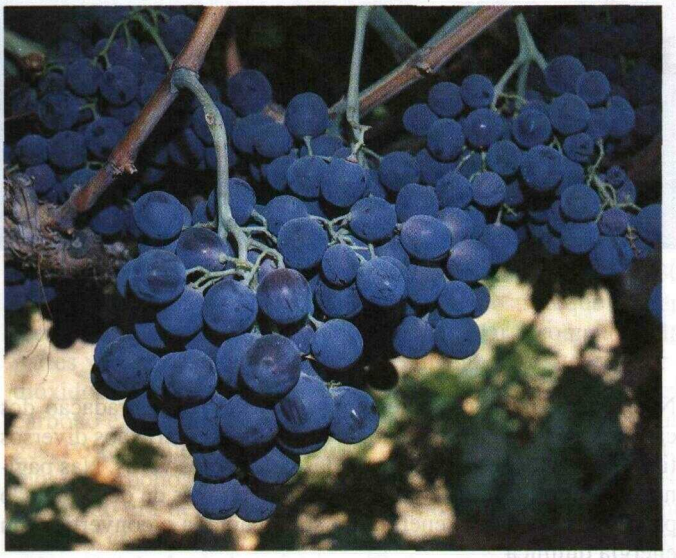
Em muitas bactérias, fungos, protistas e células animais este processo sem oxigênio, ou anaeróbico, pode resultar na produção de lactato, processo este denominado **fermentação lática.** Em leveduras e na maior parte das células vegetais, o piruvato é degradado até etanol (álcool etílico) e dióxido de carbono. Este processo anaeróbico é chamado **fermentação alcoólica.** Neste processo, a reoxidação do NADH é precedida da remoção de dióxido de carbono (descarboxilação) (Fig. 6.16).

Bioluminescência

Na maioria dos organismos, a energia armazenada no ATP é utilizada nos trabalhos celulares tais como biossíntese, transporte e movimento. Em alguns, entretanto, a energia química é, às vezes, reconvertida em energia luminosa. A bioluminescência é provavelmente um subproduto acidental das trocas de energia na maioria dos organismos luminescentes tais como o fungo *Mycena lux-coeli* apresentado aqui e fotografado com sua própria luminosidade. Em outros organismos luminescentes, como por exemplo os vaga-lumes, onde os lampejos de luz servem como sinais para o acasalamento, a bioluminescência desempenha uma função importante.



(a)



(b)

6.16
(a) *As etapas pelas quais o piruvato é convertido anaerobicamente a etanol. Na primeira etapa, o dióxido de carbono é liberado. Na segunda, o NADH é oxidado e o acetaldeído reduzido. A maior parte da energia da glicose permanece no álcool, que é o principal produto final da seqüência. Entretanto, ao regenerarem de NAD⁺, estas reações viabilizam a continuidade da glicólise com a sua pequena mas vital produção de ATP.* (b) *As conseqüências da glicólise anaeróbica. Células de levedura que estão presentes nas uvas misturam-se com o suco quando as uvas são esmagadas. O armazenamento da mistura sob condições anaeróbicas faz com que a levedura transforme a glicose do suco das uvas em álcool. Na produção moderna de vinho, culturas puras de levedura são adicionadas ao suco das uvas relativamente estéreis, não dependendo das leveduras existentes nas próprias uvas.*

Termodinamicamente, a fermentação lática ou alcoólica são similares. Em ambas, o NADH é reoxidado e a produção de energia para cada glicose clivada é limitada aos dois ATPs produzidos durante a glicólise. A equação completa e balanceada da fermentação da glicose pode ser escrita da seguinte forma:

$$\text{glicose} + 2\text{ADP} + 2\text{P}_i \rightarrow \left\{ \begin{array}{c} 2 \text{ lactato } \textit{ou} \\ 2 \text{ etanol} + 2\text{CO}_2 \end{array} \right\} + 2\text{ATP} + 2\text{H}_2\text{O}$$

Durante a fermentação alcoólica, aproximadamente 7% da energia total disponível na molécula de glicose — cerca de 52 quilocalorias por mol — são liberados. Assim, cerca de 93% da energia global da glicose permanecem nas duas moléculas de etanol. Por outro lado, quando se considera a eficiência com que a célula anaeróbica conserva a maior parte destas 52 quilocalorias como ATP (7,3 quilocalorias por mol de ATP, ou 14,6 quilocalorias pelo total de moles de ATP), verifica-se que a eficiência de conservação de energia é de aproximadamente 26%. Conforme observado no Cap. 5, a eficiência das máquinas construídas pelo homem raramente excede 25%. A eficiência da respiração é de apenas 39%.

O fato de a glicólise não exigir oxigênio sugere que a seqüência glicolítica evoluiu cedo, antes que o oxigênio livre estivesse presente na atmosfera. Presumivelmente, os organismos primitivos unicelulares utilizavam a glicólise (ou algo muito semelhante a ela) para extrair energia das moléculas orgânicas absorvidas do seu meio aquoso. Embora a via anaeróbica gere apenas duas moléculas de ATP para cada glicose processada, esta pequena produção de energia foi e é adequada para as necessidades de muitos organismos.

Resumo

A respiração ou oxidação completa da glicose é a principal fonte de energia para a maioria das células. À medida que a glicose é degradada, numa seqüência de pequenas etapas enzimáticas, parte da energia liberada é armazenada na forma de ligações fosfoanidras terminais do ATP e o resto é perdido como calor.

A primeira fase da degradação da glicose é a glicólise, na qual a molécula de seis carbonos da glicose é quebrada nas duas moléculas de três carbonos do piruvato; duas moléculas de ATP e duas de NADH são formadas. Esta reação ocorre na substância básica do citoplasma.

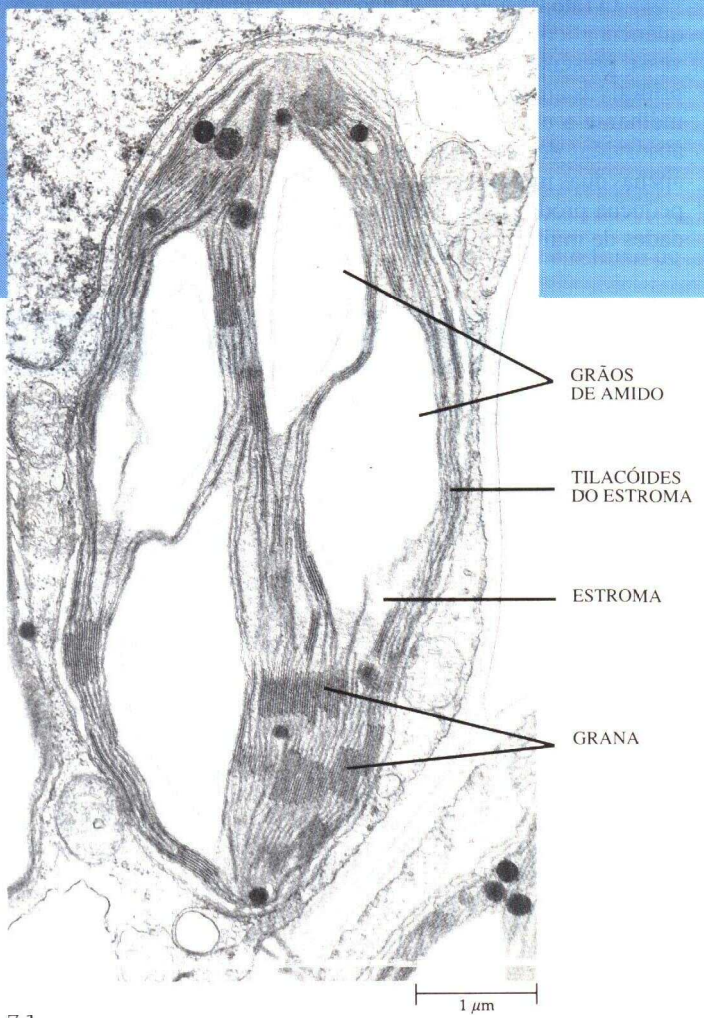
No decorrer da respiração, as molécula de três carbonos do piruvato são quebradas, no interior das mitocôndrias, até formar dois grupos acetil, cada um com dois carbonos. Os dois grupos acetil entram então no ciclo de Krebs como acetil CoA. No ciclo de Krebs, o grupo acetil é quebrado numa seqüência de reações produzindo duas moléculas adicionais de dióxido de carbono, uma molécula de ATP e quatro moléculas de aceptores de elétrons reduzidos (três NADH e um $FADH_2$).

A etapa final da respiração é a cadeia transportadora de elétrons que envolve uma série de carreadores de elétrons e enzimas embebidas na membrana mais interna das mitocôndrias. Ao longo desta série de carreadores de elétrons, os elétrons com alta energia aceitos pelo NAD^+ durante a glicólise ou pelo NAD^+ e pelo FAD durante o ciclo de Krebs deslocam-se para níveis decrescentes de energia até o oxigênio. A grande quantidade de energia livre liberada durante a passagem de elétrons na cadeia transportadora fornece energia para o bombeamento de prótons (íons H^+) para fora da matriz mitocondrial. Isto cria um gradiente eletroquímico de H^+ através da membrana interna das mitocôndrias. Quando os prótons retornam para a matriz através do complexo ATP sintase, a energia liberada é utilizada para formar ATP a partir de ADP e fosfato. No decorrer da oxidação da molécula de glicose, 36 moléculas de ATP são obtidas, a maioria das quais nas mitocôndrias.

Na ausência de oxigênio, o piruvato pode ser convertido em lactato (em muitas bactérias, fungos e células animais) ou em etanol e dióxido de carbono (em leveduras e na maioria das células vegetais). Estes processos anaeróbicos — chamados de fermentação — produzem dois ATPs para cada molécula de glicose (dois piruvatos).

CAPÍTULO 7

Fotossíntese



7.1
Um cloroplasto de uma célula de mesófilo de folha de caruru (Amaranthus retroflexus). *O cloroplasto é o sítio da fotossíntese em organismos eucarióticos. As reações de captação de luz ocorrem nos tilacóides, onde a clorofila e os outros pigmentos são encontrados. Muitos dos tilacóides ocorrem, caracteristicamente, em forma de discos empilhados, sendo denominados grana. A seqüência de reações através das quais a energia é usada para sintetizar os compostos contendo carbono ocorre no estroma, matriz que circunda os tilacóides. Durante os períodos de fotossíntese intensa, parte dos fotoassimilados é temporariamente armazenada nos cloroplastos como grãos de amido. À noite, a sacarose produzida a partir do amido é exportada pela folha.*

No capítulo anterior, descrevemos o processo de degradação dos carboidratos para a produção da energia necessária aos diversos tipos de atividades desempenhadas pelos seres vivos. Nas páginas seguintes, iremos completar o ciclo através da descrição do processo pelo qual a energia do sol é captada e convertida em energia química.

Este processo — a fotossíntese — constitui a rota pela qual praticamente toda a energia entra na nossa biosfera. A cada ano, mais de 100 bilhões de toneladas métricas de açúcar são produzidas pelos organismos fotossintetizantes em escala mundial. A importância da fotossíntese, entretanto, estende-se além do peso absoluto deste produto. Sem este fluxo de energia solar, canalizado principalmente através dos cloroplastos das células eucarióticas (Fig. 7.1), o ritmo da vida no planeta iria diminuir rapidamente e, então, seguindo a inexorável segunda lei da termodinâmica, cessaria quase que completamente.

Visão Geral da Fotossíntese

A importância da fotossíntese na economia da natureza não havia sido reconhecida até um período relativamente recente. Aristóteles e outros estudiosos gregos, observando que a vida dos animais dependia dos alimentos que eles consumiam, acreditavam que as plantas obtinham o seu alimento diretamente do solo.

Há mais de 300 anos, num dos primeiros experimentos biológicos cuidadosamente planejados, o médico belga Jan Baptista van Helmont (cerca de 1577-1644) ofereceu a primeira evidência experimental de que o solo não alimentava as plantas. Van Helmont cultivou uma pequena árvore de salgueiro num vaso de cerâmica, no qual adicionava apenas água. Ao final de 5 anos, o salgueiro apresentava um aumento de peso de 74,4 quilogramas, ao passo que o solo havia decrescido apenas 57 gramas em peso. Com base nestes resultados, van Helmont concluiu que todas as substâncias da planta eram produzidas a partir da água e nenhuma a partir do solo! As conclusões de van Helmont, entretanto, foram muito amplas.

Ao final do século 18, o cientista/pastor inglês Joseph Priestley (1733-1804) relatou que "acidentalmente havia encontrado um método de restaurar o ar que havia sido prejudicado pela

queima de velas acesas". Em 17 de agosto de 1771, Priestley "colocou um ramo de hortelã (vivo) no ar em que uma vela de cera havia sido queimada e descobriu que, no 27.º dia do mesmo mês, outra vela poderia ser acesa no mesmo ar". "O agente restaurador que a natureza emprega para este propósito", afirmou ele, era "a vegetação." Priestley ampliou suas observações e logo demonstrou que o ar "restaurado" pela vegetação não era "absolutamente inconveniente para um camundongo". Os experimentos de Priestley ofereceram a primeira explicação lógica de como o ar permanecia "puro" e capaz de sustentar a vida apesar da queima de chamas incontáveis e da respiração de muitos animais. Quando Priestley foi homenageado com uma medalha pela sua descoberta, num trecho do seu discurso afirmou que: "Por estas descobertas, podemos estar seguros de que nenhuma planta cresce em vão... mas limpa e purifica a nossa atmosfera." Hoje explicaríamos os experimentos de Priestley simplesmente dizendo que as plantas absorvem o CO_2 produzido na combustão ou liberado pelos animais e que os animais absorvem o O_2 liberado pelas plantas.

Posteriormente, o médico holandês Jan Ingenhousz (1730-1799) confirmou o trabalho de Priestley e mostrou que o ar era "restaurado" apenas na presença de luz solar e somente pelas partes verdes das plantas. Em 1796, Ingenhousz sugeriu que o dióxido de carbono seria quebrado na fotossíntese para produzir carbono e oxigênio, sendo o oxigênio então liberado como um gás. Posteriormente, descobriu-se que a proporção entre os átomos de carbono, hidrogênio e oxigênio existentes nos açúcares e no amido era de um átomo de carbono por molécula de água (CH_2O), conforme o nome "carboidrato" indica. Portanto, na reação geral da fotossíntese,

$$CO_2 + H_2O + \text{energia luminosa} \longrightarrow (CH_2O) + O_2$$

assumia-se que os carboidratos originavam-se da combinação de moléculas de água e átomos de carbono do dióxido de carbono e que o oxigênio era liberado a partir do dióxido de carbono. Esta hipótese, inteiramente razoável, era amplamente aceita, mas foi derrubada por ser completamente errada.

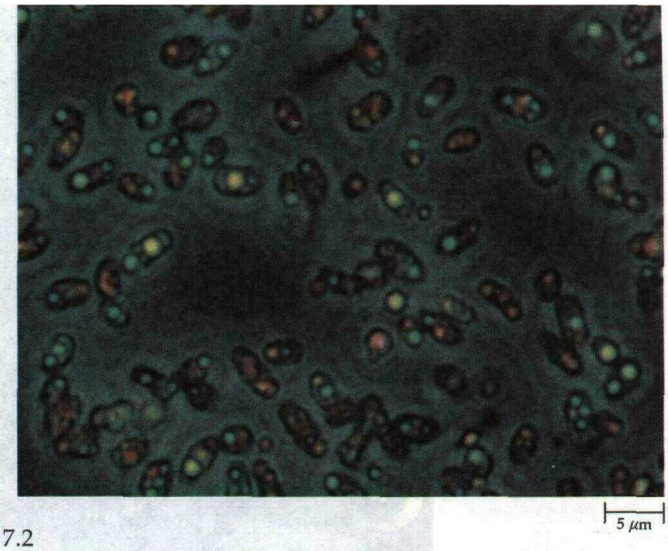
O pesquisador que colocou em dúvida esta teoria, aceita por tanto tempo, foi C. B. van Niel, da Universidade de Stanford. Van Niel, então um estudante de graduação, investigava a atividade de diferentes tipos de bactérias fotossintetizantes. Um grupo específico destas bactérias — conhecidas como bactérias vermelhas sulfurosas — reduzia o carbono a carboidratos durante a fotossíntese mas não liberava oxigênio. As bactérias vermelhas sulfurosas necessitam de sulfeto de hidrogênio para a sua atividade fotossintética. No curso da fotossíntese, grânulos de enxofre acumulam-se no interior das células bacterianas (Fig. 7.2). Van Niel verificou que a seguinte reação ocorre durante a fotossíntese destas bactérias:

$$CO_2 + 2H_2S \xrightarrow{\text{Luz}} (CH_2O) + H_2O + 2S$$

Esta descoberta foi simples e não atraiu muita atenção até o momento em que van Niel divulgou uma extrapolação audaciosa. Ele propôs a seguinte equação genérica para a fotossíntese:

$$CO_2 + 2H_2A \xrightarrow{\text{Luz}} (CH_2O) + H_2O + 2A$$

Nesta equação, H_2A representa uma substância a ser oxidada tal como o sulfeto de hidrogênio ou hidrogênio livre. Em algas e plantas verdes, entretanto, H_2A é a água (Fig. 7.3). Em resumo, van Niel propôs que a água, e *não* o dióxido de carbono, era a fonte de oxigênio na fotossíntese.



7.2
Bactérias vermelhas sulfurosas. Nestas células, o sulfeto de hidrogênio desempenha o mesmo papel que o da água no processo fotossintético das plantas. O sulfeto de hidrogênio é oxidado a enxofre elementar, que se acumula em grânulos, visíveis nestas células.

Esta especulação brilhante, proposta no início da década dos anos 30, foi demonstrada anos depois quando os pesquisadores utilizaram o isótopo pesado do oxigênio ($^{18}O_2$) para definir o caminho percorrido pelo oxigênio da molécula da água até o gás oxigênio:

$$CO_2 + 2H_2{}^{18}O \xrightarrow{\text{Luz}} (CH_2O) + H_2O + {}^{18}O_2$$

Portanto, no caso das algas e plantas verdes, nas quais a água é utilizada como doadora de elétrons, a equação completa e balanceada para a produção de glicose pela fotossíntese torna-se:

$$6CO_2 + 12H_2O \xrightarrow{\text{Luz}} C_6H_{12}O_6 + 6O_2 + 6H_2O$$

Há cerca de 200 anos, conforme destacado anteriormente, descobriu-se que a luz era necessária para o processo que agora chamamos de fotossíntese. De fato, a fotossíntese ocorre em duas etapas e apenas uma delas é dependente da luz. A evidência de que este processo ocorre em duas etapas foi primeiro apresentada em 1905 pelo fisiologista vegetal inglês F. F. Blackman, como resultado de experimentos nos quais ele media os efeitos isolados e combinados de mudanças na intensidade luminosa e na temperatura sobre a taxa de fotossíntese. Estes experimentos mostraram que a fotossíntese era constituída por uma etapa dependente de luz e por uma etapa não dependente de luz.

Nos experimentos de Blackman, as taxas das reações independentes de luz aumentavam à medida que a temperatura aumentava, mas apenas até cerca de 30°C, após o que começavam a decrescer. A partir desta evidência, concluiu-se que estas reações eram controladas por enzimas, pois é desta forma que se espera que as enzimas respondam à temperatura (ver Fig. 5.9). Desde então, tem-se provado que esta conclusão é correta.

Na primeira etapa da fotossíntese — a etapa dependente de luz — a energia luminosa é utilizada para formar ATP a partir de ADP bem como para reduzir moléculas transportadoras de elétrons, principalmente a coenzima $NADP^+$. Na segunda etapa da fotossíntese — a etapa não dependente de luz — a energia do

7.3
As bolhas sobre as folhas desta planta aquática submersa, Elodea, *são bolhas de oxigênio, um dos produtos da fotossíntese. Van Niel foi o primeiro a propor que o oxigênio produzido na fotossíntese provinha da quebra da água e não da quebra do dióxido de carbono.*

ATP é utilizada para ligar, covalentemente, o dióxido de carbono a uma molécula orgânica enquanto que o poder redutor do NADPH é utilizado para reduzir o átomo de carbono recém-ligado ao nível de oxidação dos átomos de carbono de um açúcar simples. Neste processo, a energia química do ATP e do NADPH é convertida em formas de energia adequadas ao transporte e ao armazenamento, gerando, ao mesmo tempo, os esqueletos de carbono a partir dos quais todas as outras moléculas orgânicas são sintetizadas. Esta conversão do CO_2 em compostos orgânicos é conhecida como **fixação do carbono.**

A Natureza da Luz

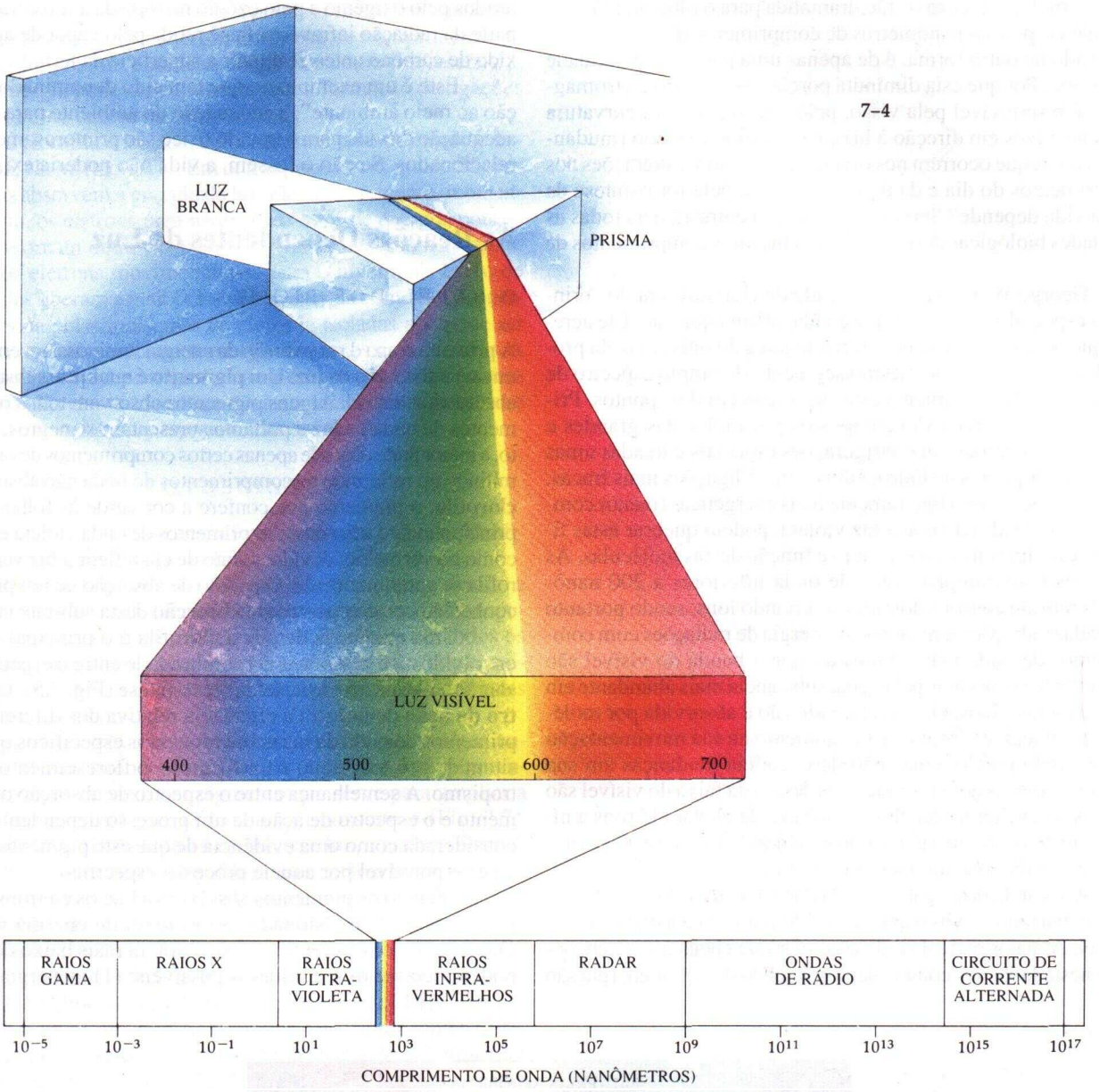
Há cerca de 300 anos, o físico inglês *Sir* Isaac Newton (1642-1727) decompôs a luz em um espectro de cores visíveis ao deixá-la atravessar um prisma. Através deste experimento, Newton demonstrou que a luz branca é realmente constituída de diferentes cores, abrangendo desde o violeta numa das extremidades do espectro até o vermelho na outra extremidade. A separação é possível porque a luz de cores diferentes é desviada em ângulos diferentes ao passar por um prisma.

No século 19, através do gênio do físico britânico James Clerk Maxwell (1831-1879), estabeleceu-se que aquilo que conhecemos como luz nada mais é do que uma pequena parte de um amplo espectro de radiações, o espectro eletromagnético (Fig. 7.4). Como Maxwell demonstrou, todas as radiações integrantes deste espectro propagam-se em ondas. Os comprimentos de onda — isto é, as distâncias entre um pico e o pico seguinte — variam desde aqueles dos raios X, que são medidos em nanômetros, até aqueles de baixa freqüência como os das ondas de rádio, que são medidos em quilômetros. Quanto mais curto o comprimento de onda, maior a sua energia. Dentro do espectro da luz visível, o vermelho é o comprimento de onda mais longo e o violeta o mais curto. Outra característica que estas radiações têm em comum é a de que, no vácuo, todas se propagam à mesma velocidade — 300.000 quilômetros por segundo.

Por volta de 1900, tornou-se claro, entretanto, que o modelo ondulatório para a luz não era adequado. Uma observação chave, muito simples, foi efetuada em 1888: quando uma placa de zinco é exposta à luz ultravioleta, ela adquire carga positiva. O metal, deduziu-se logo, tornou-se positivamente carregado porque a energia luminosa desalojou elétrons, empurrando-os para fora do metal. A seguir, descobriu-se que este efeito fotoelétrico, como ficou conhecido, pode ser produzido em todos os metais. Cada metal tem seu comprimento de onda crítico para o efeito; a luz (visível ou invisível) deve ter um comprimento de onda específico ou mais curto (deve ser mais energético) para que o efeito ocorra.

Em alguns metais tais como sódio, potássio e selênio o comprimento de onda crítico está dentro do espectro da luz visível, e como conseqüência a luz visível que atinge o metal pode colocar em movimento uma corrente de elétrons (uma corrente elétrica). Fotômetros, câmeras de televisão e células fotoelétricas que abrem as portas de supermercados e de terminais aéreos funcionam dentro do princípio da transformação da energia luminosa em energia elétrica.

O modelo ondulatório da luz levaria à previsão de que quanto mais brilhante a luz — isto é, quanto mais forte, mais intenso o feixe — maior seria a força com que os elétrons seriam desalojados. Entretanto, se a luz pode ou não expulsar elétrons de um determinado metal depende do comprimento de onda da luz e não da sua intensidade. Um feixe de luz muito fraco do comprimento de onda crítico é efetivo, enquanto que um feixe mais forte (mais brilhante) de um comprimento de onda mais longo não o é. Além disso, a elevação da intensidade da luz aumenta o número de elétrons desalojados mas não a velocidade com que os elétrons são ejetados do metal. Para se aumentar a velocidade, deve-se utilizar um comprimento de onda luminoso mais curto. Isto nem mesmo é necessário para que a energia se acumule no



7.4
Quando a luz branca atravessa um prisma, ela é separada num espectro de diferentes cores. Esta separação ocorre porque as cores têm comprimentos de onda levemente diferentes. A luz visível é apenas uma pequena parte do amplo espectro eletromagnético. Para o olho humano, o espectro visível varia da luz violeta, que é, comparativamente, constituída de ondas mais curtas, até a luz vermelha, de comprimentos de onda mais longos na faixa da luz visível.

metal. Mesmo com um tênue feixe do comprimento de onda crítico, um elétron pode ser emitido no instante em que a luz atinge o metal.

Para explicar tais fenômenos, o modelo corpuscular da luz foi proposto por Albert Einstein em 1905. De acordo com este modelo, a luz é constituída por partículas de energia denominadas **fótons** ou quanta de luz. A energia de um fóton (ou quantum de luz) não é a mesma para todos os tipos de luz mas é, de fato, inversamente proporcional ao comprimento de onda — quanto maior o comprimento de onda, menor a energia. Os fótons da luz violeta, por exemplo, têm quase o dobro da energia dos fótons da luz vermelha, o comprimento de onda mais longo no espectro visível.

O modelo ondulatório da luz permite que os físicos descrevam matematicamente certos aspectos do seu comportamento, enquanto que o modelo de fótons permite outro conjunto de cálculos matemáticos e previsões. Estes dois modelos não são mais considerados antagônicos entre si; ao contrário, eles são complementares porque ambos são necessários para a descrição completa do fenômeno que conhecemos como luz.

A ADAPTAÇÃO À LUZ

A luz, como demonstrou Maxwell, é apenas uma minúscula banda num espectro contínuo. Do ponto de vista de um físico, a dife-

rença entre luz e escuro — tão dramática para o olho humano — é de apenas poucos nanômetros de comprimento de onda, ou expressando de outra forma, é de apenas uma pequena quantidade de energia. Por que esta diminuta porção do espectro eletromagnético é responsável pela visão, pelo fototropismo (a curvatura dos seres vivos em direção à luz), pelo fotoperiodismo (mudanças sazonais que ocorrem nos organismos devido a alterações nos comprimentos do dia e da noite) e também pela fotossíntese da qual a vida depende? Seria uma espantosa coincidência todas as atividades biológicas dependerem dos mesmos comprimentos de onda?

George Wald, da Universidade de Harvard, um dos principais especialistas no tema luz e vida, afirma que não. Ele acredita que, se a vida existe em outros lugares do universo, ela provavelmente depende do mesmo segmento do amplo espectro de radiação. Wald fundamenta esta suposição em dois pontos. Primeiro, os seres vivos são compostos por moléculas grandes e complexas mantidas em configurações especiais e ligadas umas às outras por pontes de hidrogênio e outras ligações mais fracas. As radiações, mesmo ligeiramente mais energéticas (menor comprimento de onda) do que a luz violeta, podem quebrar estas ligações e assim romper a estrutura e função destas moléculas. As radiações com comprimentos de onda inferiores a 200 nanômetros retiram elétrons dos átomos criando íons, sendo portanto chamadas radiações ionizantes. A energia de radiações com comprimentos de onda mais longos do que a banda do visível são amplamente absorvidas pela água, substância mais abundante em todos os seres vivos. Quando tal radiação é absorvida por moléculas orgânicas, ela provoca um aumento na sua movimentação (aumentando o calor) mas não desencadeia mudanças em sua estrutura. Apenas aquelas radiações dentro da faixa do visível são capazes de excitar moléculas — ou seja, de elevar elétrons a níveis mais altos de energia — produzindo então mudanças químicas e, finalmente, alterações biológicas.

A segunda razão para a banda do visível ter sido "escolhida" pelos organismos vivos é que, acima de tudo, ela é a que está disponível. A maior parte da radiação solar que chega à terra encontra-se nesta faixa. Os comprimentos de onda de maior energia são retidos pelo oxigênio e pelo ozônio no topo da atmosfera. A maior parte da radiação infravermelha é retida pelo vapor de água e dióxido de carbono antes de atingir a superfície da terra.

Este é um exemplo do que tem sido denominado "adaptação ao meio ambiente"; a adequação do ambiente para a vida e a adequação da vida para o mundo físico são primorosamente interrelacionados. Se não o fossem, a vida não poderia existir.

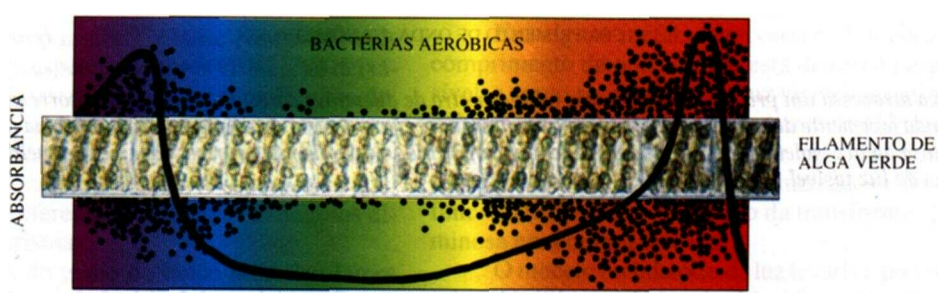
As Reações Dependentes de Luz

O PAPEL DOS PIGMENTOS

A primeira etapa da conversão da energia luminosa em energia química é a absorção da luz. Um **pigmento** é qualquer substância que absorve luz visível. Alguns pigmentos absorvem todos os comprimentos de onda da luz e portanto apresentam-se negros. Entretanto, a maior parte absorve apenas certos comprimentos de onda, transmitindo ou refletindo os comprimentos de onda não absorvidos. A **clorofila**, o pigmento que confere a cor verde às folhas, absorve principalmente a luz nos comprimentos de onda violeta e azul bem como no vermelho; devido ao fato de ela refletir a luz verde, a clorofila se apresenta verde. O padrão de absorção de um pigmento é conhecido como **espectro de absorção** desta substância.

Uma evidência de que a clorofila é o principal pigmento envolvido na fotossíntese é a similaridade entre o espectro de absorção e o espectro de ação da fotossíntese (Fig. 7.5). Um **espectro de ação** demonstra a eficiência relativa dos diferentes comprimentos de onda da luz sobre processos específicos que necessitam de luz, tais como a fotossíntese, o florescimento e o fototropismo. A semelhança entre o espectro de absorção de um pigmento e o espectro de ação de um processo dependente de luz é considerada como uma evidência de que este pigmento específico é responsável por aquele processo específico.

Quando os pigmentos absorvem a luz, os elétrons são temporariamente impulsionados a um nível de energia mais alto. Quando os elétrons retornam para o nível mais baixo de energia, podem ocorrer três resultados possíveis: (1) a energia pode ser



7.5
Os resultados de um experimento realizado em 1882 por T. W. Engelmann revelaram o espectro de ação da fotossíntese da alga filamentosa Spirogyra. *Da mesma forma que pesquisadores trabalhando mais recentemente, Engelmann utilizou a taxa de produção de oxigênio para medir a taxa de fotossíntese. Diferentemente de seus sucessores, entretanto, ele não possuía equipamentos eletrônicos sensíveis para a detecção de oxigênio. Como indicador de oxigênio, ele escolheu uma bactéria que é atraída pelo oxigênio. Em lugar de um espelho ou diafragma, geralmente utilizados para iluminar objetos observados ao microscópio, ele colocou um "microespectrômetro", que, como o nome indica, produz um diminuto espectro de cores que é projetado sobre uma lâmina ao microscópio. A seguir ele organizou um filamento de células de algas paralelamente à distribuição do espectro. As bactérias, à procura de oxigênio, agruparam-se principalmente nas áreas onde os comprimentos de onda violeta e vermelho incidiam sobre o filamento de algas. Como você pode ver, o espectro de ação para a fotossíntese que Engelmann revelou em seu experimento era paralelo ao espectro de absorção da clorofila (conforme indicado pela curva). Ele concluiu que a fotossíntese depende da luz absorvida pela clorofila. Este é um tipo de experimento a que os cientistas se referem como "elegante", pois não só foi brilhante como também simples na sua concepção e conclusivo em seus resultados.*

dissipada como calor; (2) a energia pode ser reemitida quase que instantaneamente como energia luminosa de comprimento de onda mais longo, um fenômeno conhecido como fluorescência; ou (3) a energia pode ser capturada para a formação de ligações químicas, como ocorre na fotossíntese.

Se a clorofila é isolada, colocada num tubo de ensaio e exposta à luz, ela irá fluorescer. Em outras palavras, as moléculas dos pigmentos absorvem a energia da luz, elevando portanto, momentaneamente, os elétrons para níveis mais altos de energia, pois os elétrons retornam outra vez para um nível de energia mais baixo. Quando os elétrons movimentam-se para o nível mais baixo de energia, eles liberam a maior parte desta energia como luz. A energia absorvida pelas moléculas de clorofila isoladas não pode ser convertida em qualquer forma de energia útil para os sistemas vivos. A clorofila pode converter energia luminosa em energia química apenas quando as moléculas de clorofila estão associadas a certas proteínas e embebidas nas membranas especializadas dos tilacóides.

OS PIGMENTOS FOTOSSINTETIZANTES

Os pigmentos que participam da fotossíntese incluem as clorofilas, os carotenóides e as ficobilinas.

Há vários tipos de clorofila que diferem entre si devido a detalhes de sua estrutura molecular e a suas propriedades específicas de absorção. A clorofila *a* (Fig. 7.6) ocorre em todos os eucariontes fotossintetizantes e nas cianobactérias, sendo considerada essencial para o tipo de fotossíntese realizada por estes grupos de organismos.

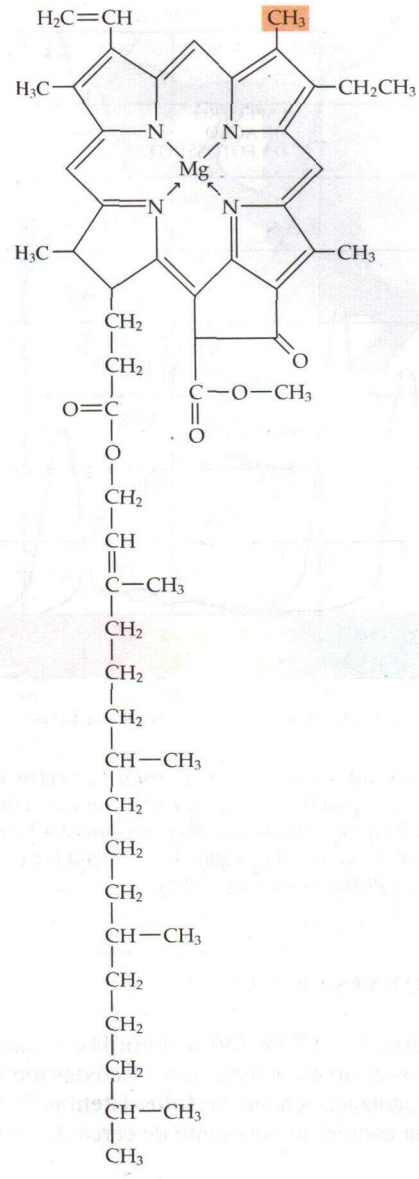
As plantas vasculares, briófitas, algas verdes e algas euglenóides contêm também clorofila *b*. A clorofila *b* é um **pigmento acessório** — ou seja, um pigmento que serve para ampliar a faixa de luz que pode ser utilizada na fotossíntese (Fig. 7.7). Quando a molécula de clorofila *b* absorve luz, a energia é transferida para a molécula de clorofila *a*, que então a transforma em energia química durante o curso da fotossíntese. Nas folhas das plantas verdes, a clorofila *b* constitui cerca de um quarto do conteúdo total de clorofila.

A clorofila *c* substitui a clorofila *b* em alguns grupos de algas, principalmente nas algas pardas (ver o Cap. 14) e nas diatomáceas (ver o Cap. 13). As bactérias fotossintetizantes (diferentes das cianobactérias) contêm tanto *bacterioclorofila* (nas bactérias púrpura) ou *clorofila chlorobium* (nas bactérias verdes sulfurosas). Estas bactérias não podem extrair elétrons da água e portanto não produzem oxigênio. As clorofilas *b* e *c* e os pigmentos fotossintéticos das bactérias púrpura e bactérias verdes sulfurosas são simplesmente variações químicas da estrutura básica mostrada na Fig. 7.6.

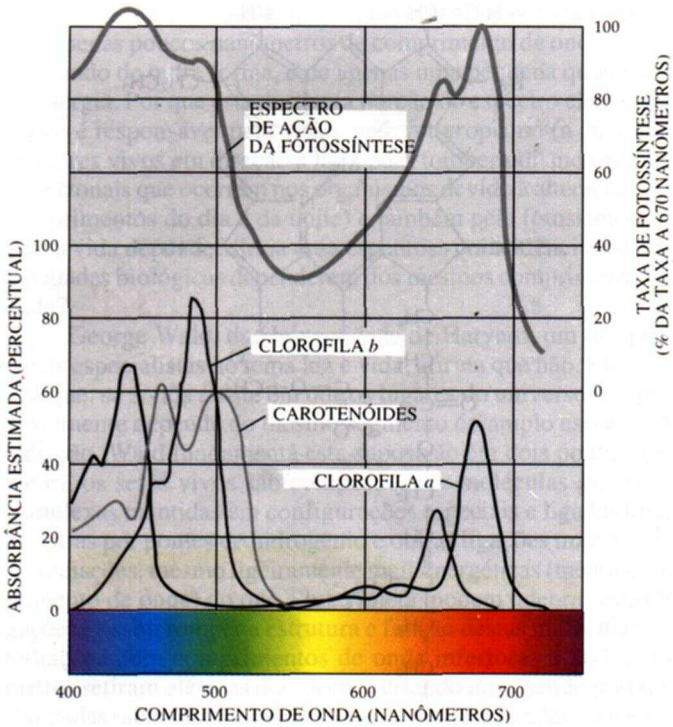
As duas outras classes de pigmentos que estão envolvidas na captação de energia luminosa são os **carotenóides** e as **ficobilinas**. A energia absorvida por estes pigmentos acessórios deve ser transferida para a clorofila *a*; tal como as clorofilas *b* e *c*, estes pigmentos acessórios não podem substituir a clorofila *a* na fotossíntese.

Os carotenóides são pigmentos de coloração vermelha, laranja e amarela solúveis em solventes orgânicos e encontrados em todos os cloroplastos e nas cianobactérias. Da mesma forma que as clorofilas, os carotenóides dos cloroplastos estão embebidos nas membranas dos tilacóides. Dois grupos de carotenóides — **carotenos** e **xantofilas** — encontram-se normalmente presentes nos cloroplastos (as xantofilas contêm oxigênio em suas estruturas moleculares e os carotenos, não). O beta-caroteno encontrado em plantas é a principal fonte de vitamina A necessária aos seres humanos e outros animais (Fig. 7.8). Nas folhas verdes, a cor dos carotenóides é mascarada devido à maior abundância das clorofilas.

A terceira maior classe de pigmentos acessórios, as ficobilinas, é encontrada em cianobactérias e em cloroplastos das algas vermelhas. Ao contrário dos carotenóides, as ficobilinas são solúveis em água.



7.6
A clorofila a *é uma molécula grande com um miolo central constituído de um íon magnésio ligado a um anel de porfirina. Ligada ao anel há uma longa e insolúvel cadeia de carbono e hidrogênio, que serve para ancorar a molécula a proteínas específicas e hidrófobas das membranas internas dos cloroplastos. A clorofila* b *difere da clorofila* a *por apresentar um grupo* $-CHO$ *no lugar do grupo* $-CH_3$ *indicado em cor. A alternância de ligações simples e duplas (conhecidas como ligações conjugadas) tais quais as do anel de porfirina das clorofilas, são comuns entre os pigmentos (ver também a Fig. 7.8). Observe a semelhança entre a molécula de clorofila* a *mostrada aqui e a molécula de citocromo da Fig. 6.9.*



7.7
As curvas localizadas mais abaixo mostram o espectro de absorção da clorofila a, *da clorofila* b *e dos carotenóides nos cloroplastos, e a curva superior mostra o espectro de ação da fotossíntese. O espectro de ação da fotossíntese indica que a clorofila* a, *a clorofila* b *e os carotenóides absorvem a luz utilizada na fotossíntese.*

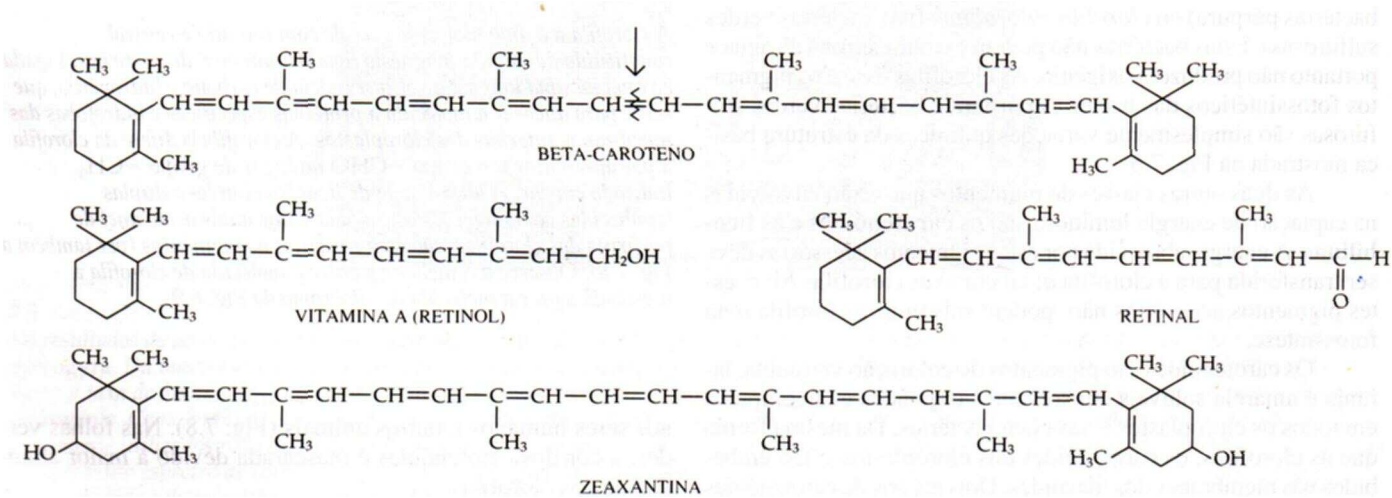
OS FOTOSSISTEMAS

No cloroplasto (Figs. 7.1 e 7.9), a clorofila e as outras moléculas de pigmentos estão embebidas nos tilacóides em unidades discretas de organização chamadas **fotossistemas** (Fig. 7.10). Cada fotossistema contém um conjunto de cerca de 250 a 400 moléculas de pigmentos e consiste em dois componentes intimamente ligados: um *centro de reação formado por um complexo proteína-pigmento* e um *complexo protéico antena*. Dentro dos fotossistemas, as moléculas de clorofila estão ligadas a proteínas específicas e situadas em locais que permitem uma captação eficiente da energia luminosa.

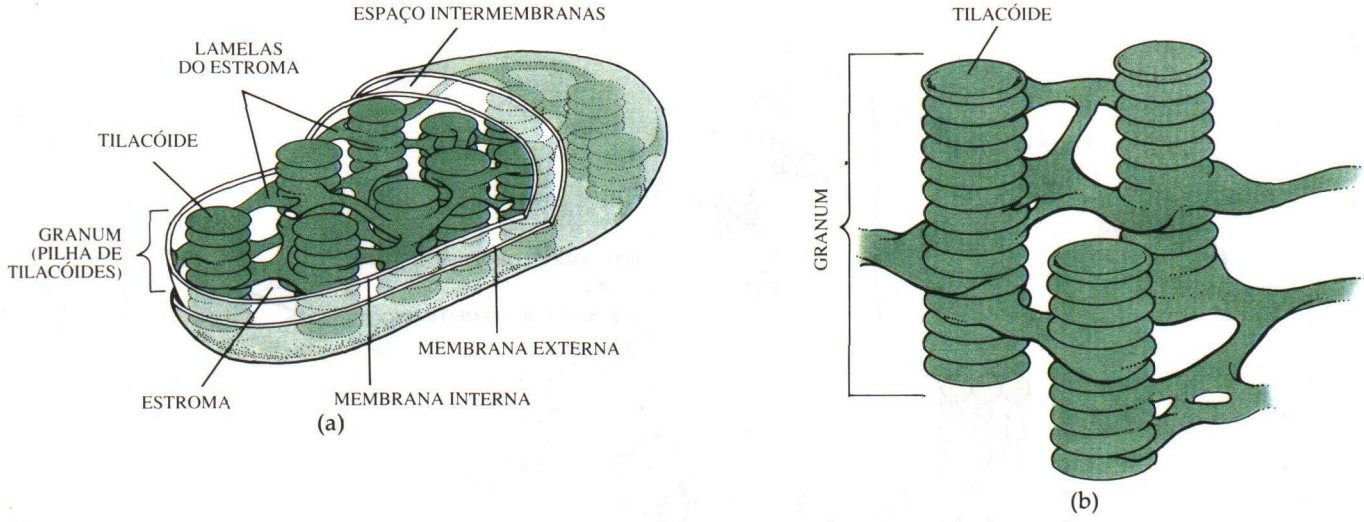
Todos os pigmentos dentro dos fotossistemas são capazes de absorver fótons, mas apenas um par de moléculas de clorofila em cada fotossistema realmente utiliza esta energia nas reações fotoquímicas. Este par especial de moléculas de clorofila está situado no âmago do **centro de reação** do fotossistema. As outras moléculas de pigmento, denominadas **pigmentos antena,** por atuarem como uma rede de antenas para a captação de luz, estão localizadas num complexo de proteínas antena. Além das clorofilas, uma quantidade variável de carotenóides também localiza-se em cada complexo antena.

A energia absorvida por qualquer molécula da rede é transferida de uma molécula para a seguinte até alcançar o centro de reação, com seus pares especiais de moléculas de clorofila. Quando ambas as moléculas de clorofila absorvem a energia, um de seus elétrons é disparado para um nível mais elevado de energia e transferido para uma molécula aceptora que inicia o fluxo de elétrons. A molécula de clorofila torna-se portanto oxidada e positivamente carregada.

De acordo com evidências atuais, existem dois tipos de fotossistemas. No Fotossistema I, as moléculas de clorofila dos centros de reação são uma forma de clorofila *a* conhecida como P_{700}. A letra P deriva da palavra pigmento e o subscrito 700 designa o pico ótimo de absorção em nanômetros, o que diz respeito ao comprimento de onda da luz. O centro de reação do Fotossistema II também contém uma forma especial de clorofila *a*. Seu pico máximo de absorção encontra-se em 680 nanômetros, sendo portanto denominado P_{680}. Grande parte do nosso conhecimento sobre a estrutura do Fotossistema II em plantas provém de estudos de complexos similares em bactérias fotossintetizantes. Especialmente notáveis são os estudos de Johann Deisenhofer, Robert Huber e Hartmut Michel, que determinaram com precisão a estrutura química do centro de reação da bactéria púrpura *Rhodopseudomonas viridis* através da cristalografia de raios X,



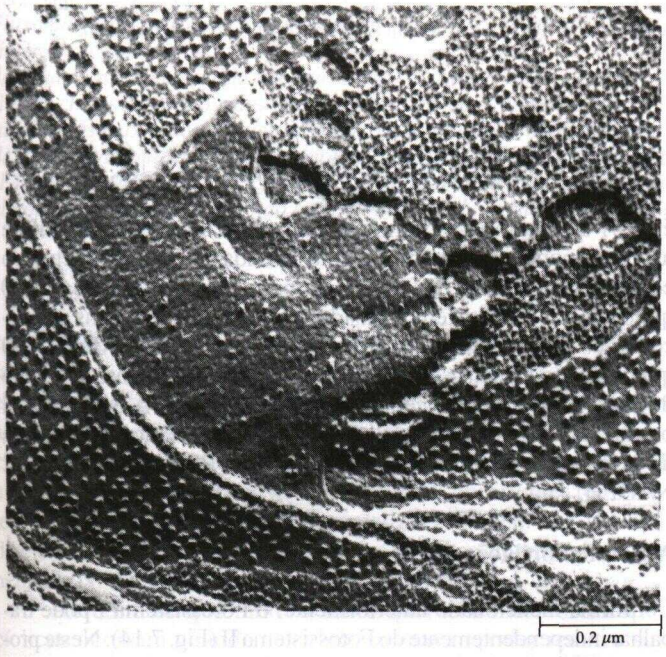
7.8
Carotenóides associados. A clivagem da molécula de beta-caroteno, ponto indicado pela flecha, produz duas moléculas de vitamina A (retinol). A oxidação da vitamina A gera retinal, o pigmento envolvido na visão. Observe as ligações conjugadas (alternância de ligações simples e duplas) nas cadeias carbônicas. A zeaxantina (uma xantofila) é o pigmento responsável pela cor amarela dos cariopses de milho (Zea mays).



7.9
Diagramas representando (a) a estrutura tridimensional de um cloroplasto e (b) a organização das membranas dos tilacóides contendo os pigmentos. As pilhas de tilacóides em forma de disco, os grana, são interligados por tilacóides (tilacóides do estroma ou lamelas) que atravessam o estroma.

fornecendo-nos uma primeira visão de como as moléculas de pigmentos se organizam para captar a energia luminosa (Fig. 7.11). Deisenhofer, Huber e Michel foram agraciados com o prêmio Nobel de química de 1988 pelo seu trabalho.

Em geral, os Fotossistemas I e II trabalham de forma simultânea e contínua. Conforme veremos, entretanto, o Fotossistema I pode funcionar independentemente.

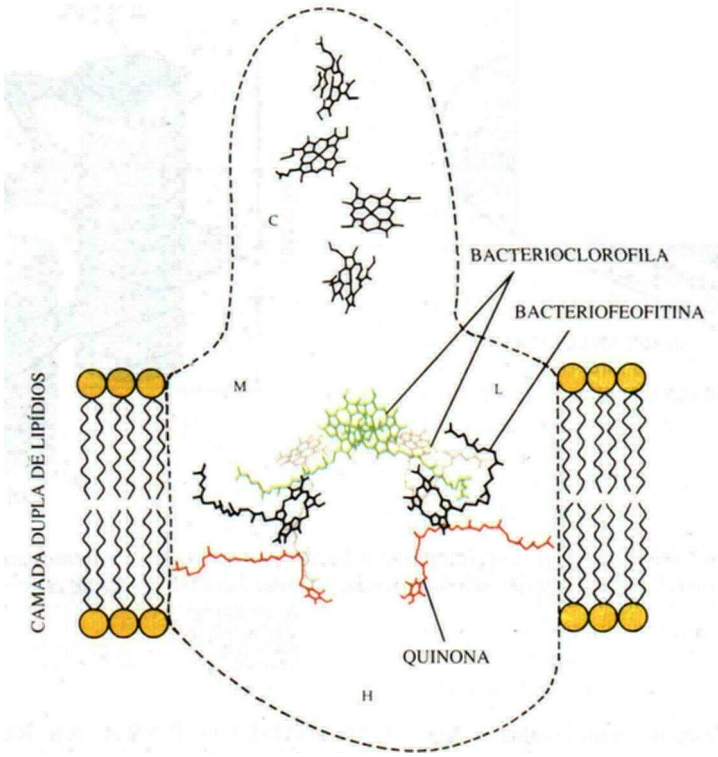


7.10
Superfície interna de um tilacóide, visto pela técnica de fratura criogênica. As partículas embebidas na membrana são consideradas unidades estruturais dos fotossistemas envolvidos nas reações dependentes de luz.

UM MODELO PARA AS REAÇÕES DEPENDENTES DE LUZ

A Fig. 7.12 apresenta o modelo atual que procura explicar o modo pelo qual os dois fotossistemas trabalham em conjunto. De acordo com o modelo, a energia da luz entra no Fotossistema II onde pode ser aprisionada diretamente pelas moléculas de P_{680} do centro de reação ou indiretamente por uma ou mais moléculas de pigmentos. Quando a molécula de P_{680} é excitada, o seu elétron energizado é transferido para uma molécula aceptora designada como "Q", provavelmente uma quinona (Cap. 6). Através de uma reação pouco conhecida, a molécula de P_{680} deficiente em elétrons é capaz de substituir seus elétrons (os elétrons na realidade movem-se aos pares) extraindo-os de uma molécula de água. Quando os elétrons passam da água para as moléculas de P_{680}, as moléculas da água se dissociam em prótons e gás oxigênio. Esta quebra da molécula da água dependente de luz é denominada **fotólise.** A enzima que catalisa a fotólise da água está localizada no interior das membranas dos tilacóides. Deste modo, a fotólise das moléculas da água contribui para a geração de um gradiente de prótons através da membrana. O manganês é um cofator essencial para o mecanismo de produção de oxigênio.

Os elétrons impulsionados a partir do P_{680} deslocam-se até o Fotossistema I (para níveis mais baixos de energia) através de uma cadeia transportadora de elétrons. Os componentes desta cadeia transportadora de elétrons assemelham-se àqueles da cadeia transportadora de elétrons da respiração; citocromos, proteínas de ferro-enxofre e quinonas estão envolvidos. Adicionalmente, a cadeia transportadora de elétrons da fotossíntese envolve clorofilas e uma proteína contendo cobre, denominada plastocianina. A cadeia transportadora de elétrons entre os dois fotossistemas é organizada de modo que o ATP possa ser formado a partir do ADP e fosfato através de um mecanismo semelhante, em muitos aspectos, à fosforilação oxidativa que ocorre nas mitocôndrias (Cap. 2). Nos cloroplastos, este processo é chamado de **fotofosforilação** (Fig. 7.13).



7.11
A organização de um centro de reação da bactéria púrpura Rhodopseudomonas viridis *por determinação através de cristalografia de raios X. O centro de reação consiste em quatro subunidades de proteína: C, L, M e H. A subunidade C (de citocromo) é encontrada na superfície mais externa da membrana. As subunidades L e M, que se ligam ao sistema de pigmentos, atravessam a dupla camada de fosfolipídios e contêm um total de quatro moléculas de bacterioclorofila, duas moléculas de bacteriofeofitina e duas quinonas. A subunidade H liga-se à superfície citoplasmática da membrana. A organização das bacterioclorofilas nas subunidades L e M permite que um par de bacterioclorofilas absorva energia luminosa e produza um elétron excitado. Este elétron é então imediatamente transferido para moléculas intermediárias de bacterioclorofilas e bacteriofeofitinas e daí para uma quinona ligada. O "buraco" do elétron na molécula de pigmento original é preenchido por um elétron proveniente de um citocromo e o elétron da quinona ligada é transferido para uma quinona móvel resultando numa fonte de poder redutor químico. A quinona reduzida pode então reduzir NAD⁺ a NADH, que por sua vez pode reduzir NADP⁺ a NADPH. Como nas células eucarióticas de plantas, o NADPH é a fonte de poder redutor. Acredita-se que uma série semelhante de reações ocorra no Fotossistema II das plantas.*

No Fotossistema I, a energia da luz impulsiona os elétrons da molécula de P_{700} até um aceptor de elétrons denominado ferredoxina ligada ("Fe" significando ferro e redoxina indicando a realização de reações de redução-oxidação ou reações redox). A ferredoxina é uma proteína de ferro-enxofre. Os elétrons, ao passarem para níveis mais baixos de energia, são transferidos através de uma série de intermediários (inclusive ferredoxina livre e uma flavoproteína) até a coenzima $NADP^+$, resultando na redução de $NADP^+$ a NADPH e na oxidação da molécula P_{700}. Os elétrons removidos da molécula P_{700} são substituídos por elétrons que se movem pela cadeia transportadora de elétrons, oriundos do Fotossistema II. Dois fótons precisam ser absorvidos pelo Fotossistema II e dois pelo Fotossistema I para que ocorra a redução de uma molécula de $NADP^+$ a NADPH.

Portanto, na luz há um fluxo contínuo de elétrons da água para o Fotossistema II, deste para o Fotossistema I e para o $NADP^+$. Este fluxo unidirecional de elétrons da água para o $NADP^+$ é chamado de **fluxo não-cíclico de elétrons,** e a produção de ATP que ocorre durante o fluxo não-cíclico de elétrons é denominada **fotofosforilação não-cíclica.**

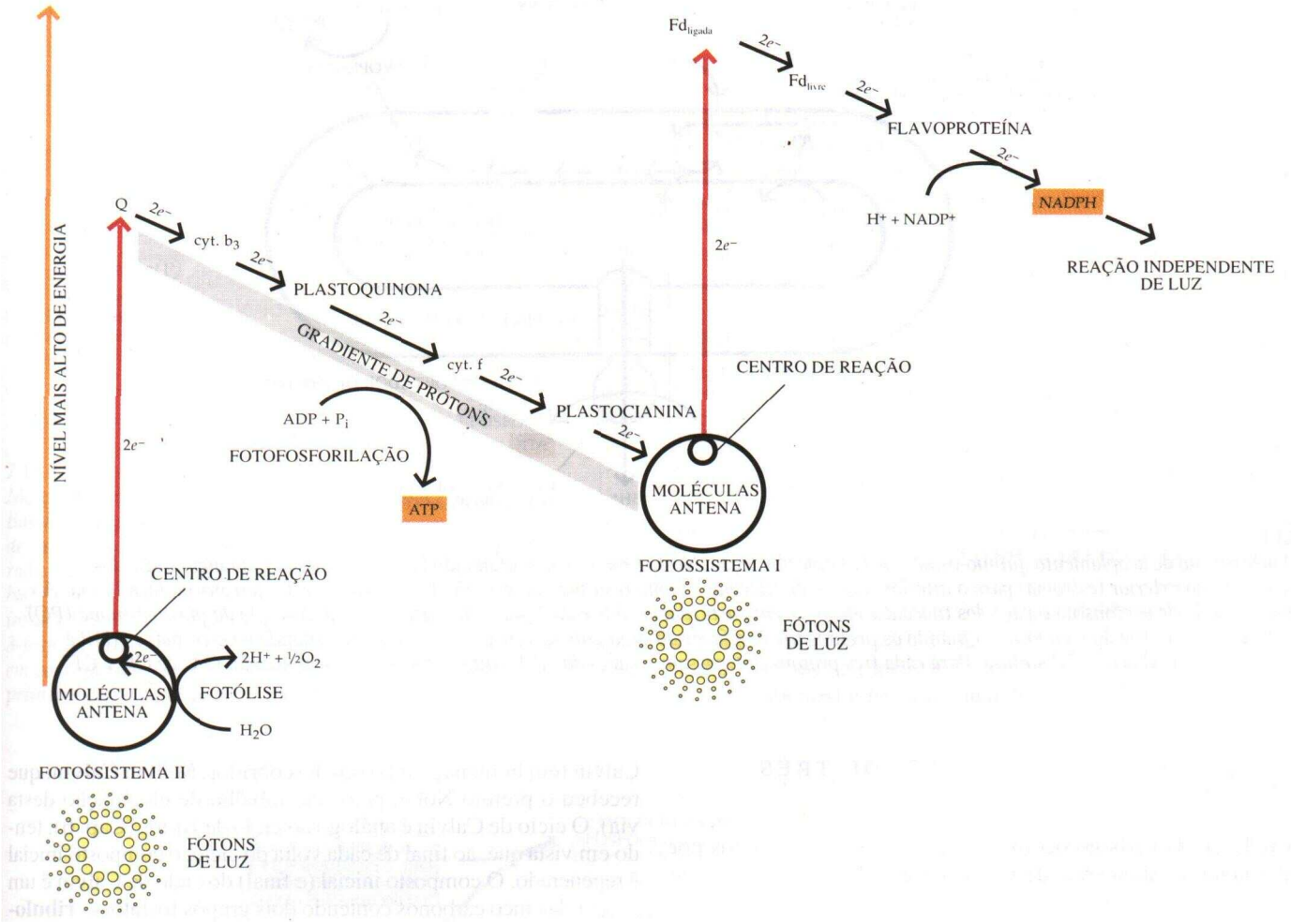
A variação de energia livre (ΔG) para a reação

$$H_2O + NADP^+ \longrightarrow NADPH + H^+ + \tfrac{1}{2}O_2$$

é de 51 quilocalorias por mol. A energia de um mol de fótons de luz correspondente ao comprimento de onda de 700 nanômetros (o equivalente a um mol de fótons é denominado um *einstein*) é de 40 quilocalorias por einstein. Considerando que quatro fótons são necessários para impulsionar dois elétrons ao nível do NADPH, 160 quilocalorias tornam-se disponíveis. Aproximadamente um terço da energia disponível é capturada como NADPH. A energia total produzida pelo fluxo não-cíclico de elétrons (baseado na passagem de 12 pares de elétrons da água para o $NADP^+$) é de 12 ATP e 12 NADPH.

A Fotofosforilação Cíclica

Conforme mencionado anteriormente, o Fotossistema I pode trabalhar independentemente do Fotossistema II (Fig. 7.14). Neste processo, denominado **fluxo cíclico de elétrons,** os elétrons são impulsionados do P_{700} para a ferredoxina ligada, o aceptor de elétrons. Ao invés de os elétrons serem passados para o $NADP^+$, eles são transportados para um aceptor na cadeia transportadora de elétrons que conecta o Fotossistema I ao Fotossistema II, retornando ao



7.12

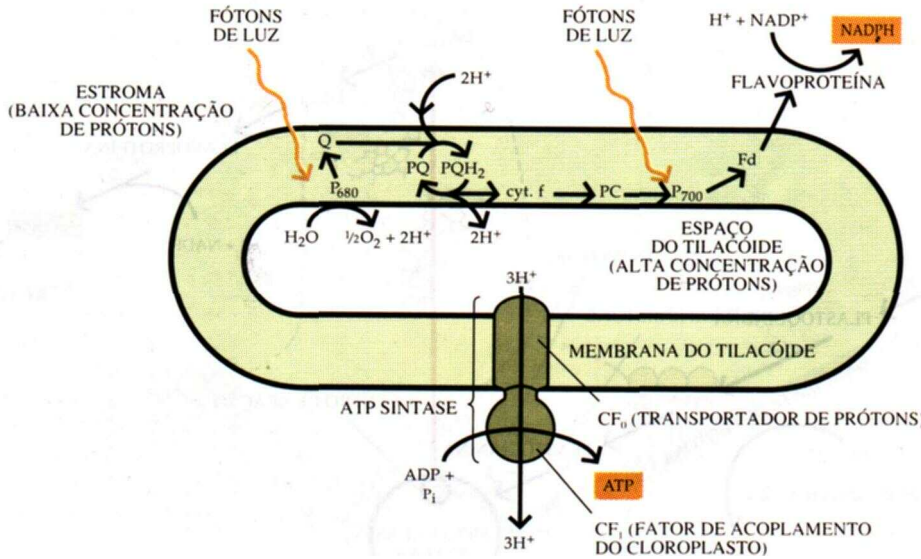
Fluxo não-cíclico de elétrons e fotofosforilação. Este esquema em ziguezague (o esquema Z) mostra a via que conduz o fluxo de elétrons da água (inferior à esquerda) para o NADP⁺ (superior à direita), assim como as suas relações de energia. Para elevar a energia dos elétrons originados da água ao nível de energia necessário para a redução da molécula de NADP⁺ a NADPH, os elétrons precisam ser impulsionados duas vezes (linhas cheias espessas) pelos fótons absorvidos nos Fotossistemas I e II. Após cada etapa de impulsão, elétrons de alta energia deslocam-se para níveis mais baixos de energia passando pelas rotas mostradas (setas pretas). A fotofosforilação do ADP para produzir ATP é acoplada ao fluxo de elétrons na cadeia transportadora de elétrons que faz a conexão do Fotossistema II ao Fotossistema I (ver a Fig. 7.13). Ferridoxina ligada (Fd_{ligada}, em cima à direita) é mostrada doando seus elétrons para a redução do NADP⁺ a NADPH. A ferridoxina tem vários papéis nos cloroplastos, inclusive atuando como fonte de poder redutor na biossíntese de aminoácidos e de ácidos graxos.

centro de reação do Fotossistema I. ATP é produzido no curso desta passagem, e visto que este processo envolve um fluxo cíclico de elétrons, ele é chamado de **fotofosforilação cíclica**. Acredita-se que a maioria dos mecanismos fotossintetizantes mais primitivos funcionava desta forma e esta é, aparentemente, a maneira pela qual algumas bactérias realizam a fotossíntese. Os eucariontes fotossintetizantes também são capazes de sintetizar ATP pelo fluxo cíclico de elétrons. Entretanto, não há fotólise da água, liberação de O_2 e nenhum NADPH é formado. O único produto é o ATP.

Acredita-se que tanto o fluxo quanto a fotofosforilação cíclicos ocorram quando as células possuem poder redutor suficiente para formar NADPH, porém necessitam de ATP adicional para outras atividades metabólicas. Portanto, os cloroplastos são capazes de se adaptar a alterações em suas condições variando a proporção do fluxo de elétrons cíclico e não-cíclico.

As Reações Independentes de Luz

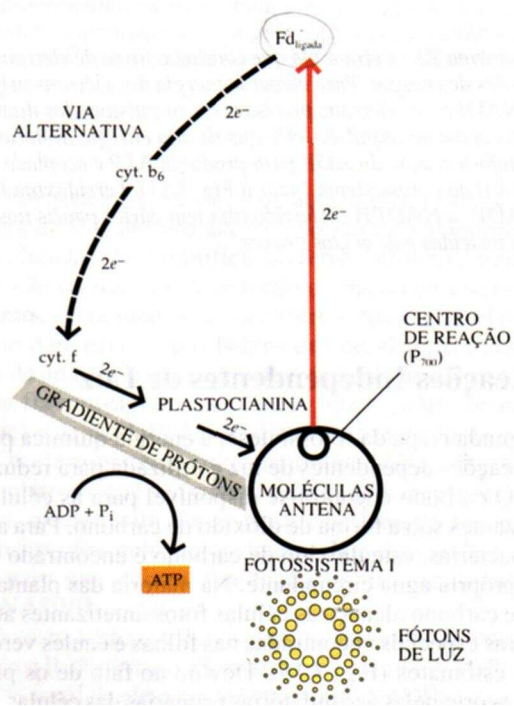
Na segunda etapa da fotossíntese, a energia química produzida pelas reações dependentes de luz é utilizada para reduzir o carbono. O carbono encontra-se disponível para as células fotossintetizantes sob a forma de dióxido de carbono. Para as algas e cianobactérias, este dióxido de carbono é encontrado dissolvido na própria água circundante. Na maioria das plantas, o dióxido de carbono alcança as células fotossintetizantes através de aberturas especiais encontradas nas folhas e caules verdes, chamadas estômatos (Fig. 7.15). Devido ao fato de os plastídeos serem as organelas assimilatórias primárias das células vegetais, as reações independentes de luz ou fixação de carbono competem com as vias de assimilação de nitrogênio e enxofre pela energia (ATP e NADPH) produzida nas reações dependentes de luz.



7.13
O mecanismo de acoplamento químio-osmótico da fotofosforilação. Neste processo os prótons são bombeados através da membrana dos tilacóides, do exterior (estroma) para o interior (espaço do tilacóide), como resultado do arranjo dos carreadores de elétrons na membrana. A concentração de prótons no espaço dos tilacóides eleva-se, em parte, devido à lise da água e em parte devido à oxidação da plastoquinona (PQ) na face mais interna da membrana. Quando os prótons fluem a favor do gradiente do espaço do tilacóide retornando ao estroma, o ADP é fosforilado a ATP pela ATP sintase. Para cada três prótons que passam através da ATP sintase, um ATP é sintetizado. O C de CF_0 e CF_1 significa "cloroplasto".

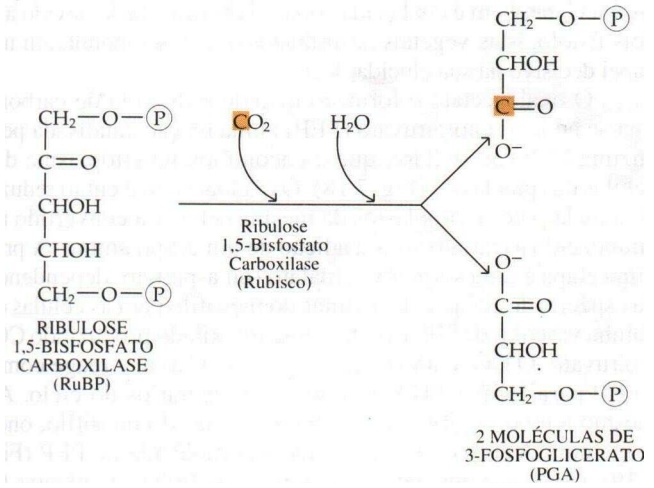
O CICLO DE CALVIN: A VIA DE TRÊS CARBONOS

A redução do carbono ocorre no estroma dos cloroplastos por intermédio de uma série de reações conhecidas como ciclo de Calvin (em homenagem ao seu descobridor, Melvin Calvin, que recebeu o prêmio Nobel pelo seu trabalho de elucidação desta via). O ciclo de Calvin é análogo ao ciclo de Krebs (Cap. 6), tendo em vista que, ao final de cada volta do ciclo, o composto inicial é regenerado. O composto inicial (e final) do ciclo de Calvin é um açúcar de cinco carbonos contendo dois grupos fosfato — **ribulose 1,5-bisfosfato (RuBP).** O processo se inicia quando o dióxido de carbono entra no ciclo e é "fixado" (ligado covalentemente) à



7.14
A fotofosforilação cíclica envolve apenas o Fotossistema I. ATP é produzido a partir de ADP através do mesmo processo apresentado na Fig. 7.13, mas oxigênio não é liberado e NADP⁺ não é reduzido.

7.15
Elétron-micrografia de varredura mostrando um estômato na superfície inferior de uma folha da planta Populus deltoides. *O dióxido de carbono alcança as células fotossintetizantes através dos estômatos.*



7.16
Melvin Calvin e seus colaboradores, Andrew A. Benson e James A. Bassham, expuseram, brevemente, algas fotossintetizantes ao dióxido de carbono radioativo ($^{14}CO_2$). Eles descobriram que o carbono radioativo liga-se covalentemente à molécula de ribulose 1,5-bisfosfato (RuBP). O composto de seis carbonos resultante é então imediatamente quebrado para formar duas moléculas de 3-fosfoglicerato (PGA). O átomo de carbono radioativo, indicado aqui em cor, aparece a seguir em uma das duas moléculas de PGA. Esta é a primeira etapa do ciclo de Calvin.

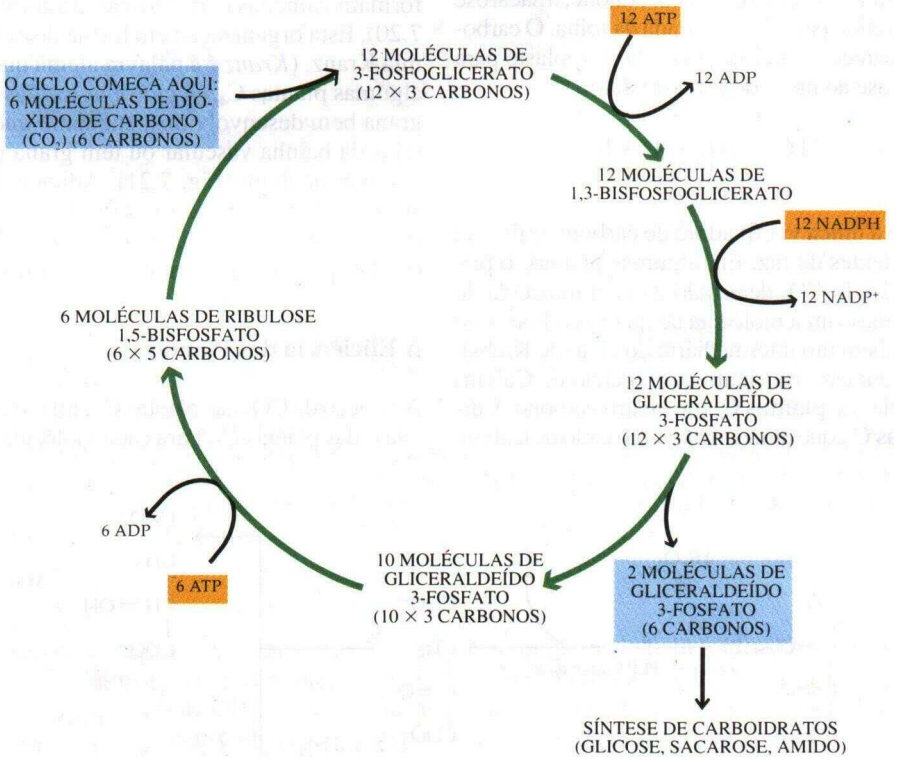
RuBP. O composto resultante de seis carbonos quebra-se imediatamente para formar duas moléculas de 3-fosfoglicerato ou PGA (Fig. 7.16). (Cada molécula de PGA contém três átomos de carbono; por isso a designação do ciclo de Calvin como ciclo C_3 ou via de três carbonos. O intermediário de seis carbonos nunca foi isolado.)

A **RuBP carboxilase** (comumente chamada de "**Rubisco**"), a enzima catalisadora desta reação inicial crucial, é muito abundante nos cloroplastos, correspondendo a mais de 15% da proteína total dos cloroplastos. (Dizem que é a proteína mais abundante do mundo. Você poderia dizer por quê?)

O ciclo completo está esquematizado na Fig. 7.17. Do mesmo modo que no ciclo de Krebs, cada etapa do ciclo de Calvin é catalisada por uma enzima específica. A cada volta completa do ciclo, uma molécula de dióxido de carbono entra no ciclo e é reduzida, havendo a regeneração de uma molécula de RuBP. Seis voltas do ciclo, com a introdução de seis átomos de carbono, são necessárias para produzir um açúcar de seis carbonos, tal como a glicose. A equação geral para a produção de uma molécula de glicose é

$$6CO_2 + 12NADPH + 12H^+ + 18ATP \longrightarrow$$
$$1\ \text{glicose} + 12NADP^+ + 18ADP + 18P_i + 6H_2O$$

O produto imediato do ciclo é o **gliceraldeído 3-fosfato**, a molécula primária transportada do cloroplasto para o citoplasma da célula. Esta mesma triose fosfato ("triose" significa um açúcar de três carbonos) é formada quando a molécula de frutose 1,6-



7.17
Um resumo do ciclo de Calvin. A cada volta completa, uma molécula de dióxido de carbono entra no ciclo. Seis voltas são resumidas aqui — o número necessário para produzir duas moléculas de gliceraldeído 3-fosfato e portanto uma molécula de glicose. Seis moléculas de ribulose 1,5-bisfosfato (RuBP), um composto de cinco carbonos, combinam-se com seis moléculas de dióxido de carbono produzindo 12 moléculas de 3-fosfoglicerato, um composto de três carbonos. Estes são reduzidos a 12 moléculas de gliceraldeído 3-fosfato. Então estas moléculas de três carbonos são combinadas e rearranjadas para formar as seis moléculas de cinco carbonos da RuBP. As moléculas "extras" de gliceraldeído 3-fosfato representam o ganho líquido do ciclo de Calvin; elas servem como ponto de partida para a síntese de açúcares, amido e outros componentes celulares. A energia que "movimenta" o ciclo de Calvin é o ATP e o NADPH produzidos pelas reações dependentes de luz da Fig. 7.12.

bisfosfato é quebrada na quarta etapa da glicólise, e é interconversível com outra triose fosfato, a diidroxiacetona (Cap. 6). Utilizando a energia proveniente da hidrólise de ligações fosfato, as primeiras quatro etapas da glicólise podem ser revertidas para formar glicose a partir do gliceraldeído 3-fosfato.

Os Produtos da Fotossíntese

Embora a glicose seja normalmente representada como um produto da fotossíntese nas equações resumidas, na realidade muito pouca glicose livre é gerada pelas células fotossintetizantes. A maior parte do carbono fixado é convertida, preferencialmente, em **sacarose,** o principal açúcar de transporte das plantas, ou em **amido**, o principal carboidrato de reserva das plantas (Cap. 3).

Uma parte significativa do gliceraldeído 3-fosfato produzido pelo ciclo de Calvin é transportada para o citoplasma, onde é rapidamente convertida em glicose 1-fosfato e frutose 6-fosfato. A glicose 1-fosfato é então convertida no nucleotídeo-açúcar UDP-glicose (uridina difosfato-glicose), que se liga à frutose 6-fosfato para formar a sacarose 6-fosfato, o precursor imediato da sacarose. A remoção do fosfato por hidrólise resulta na sacarose.

A maior parte do gliceraldeído 3-fosfato que permanece nos cloroplastos é convertida em amido, que é temporariamente estocado durante o período luminoso na forma de grãos no estroma (Fig. 7.1). Através de uma série de reações, o gliceraldeído 3-fosfato é convertido em glicose 1-fosfato, que então é utilizada para produzir o nucleotídeo-açúcar ADP-glicose, o precursor imediato do amido. A glicose liga-se diretamente à cadeia de amido em crescimento pela ação da enzima sintetase do amido. À noite, a sacarose é produzida a partir do amido para ser exportada da folha. O carbono derivado do amido parece ser transportado do cloroplasto para o citoplasma como glicose ao invés de triose-fosfato.

A VIA FOTOSSINTÉTICA DE QUATRO CARBONOS

O ciclo de Calvin não é a única via fixadora de carbono utilizada pelas reações independentes de luz. Em algumas plantas, o primeiro produto da fixação do CO_2 detectado não é a molécula de três carbonos do PGA, mas sim a molécula de quatro carbonos do oxaloacetato (que é também um intermediário do ciclo de Krebs). As plantas que empregam esta via (junto com o ciclo de Calvin) são comumente chamadas de **plantas C_4** (de quatro carbonos), diferentemente das **plantas C_3**, que utilizam *apenas* o ciclo de Calvin. (A via C_4 também é conhecida como via Hatch-Slack, devido aos dois fisiologistas vegetais australianos que desempenharam um papel decisivo na sua elucidação.)

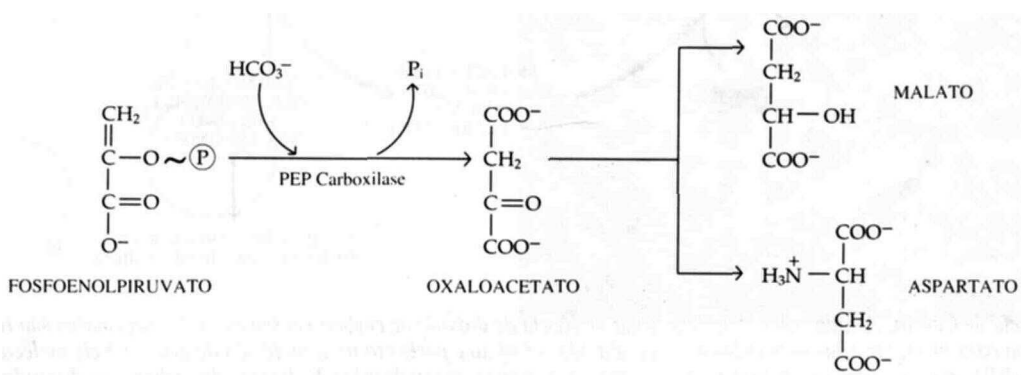
O oxaloacetato é formado quando o dióxido de carbono liga-se ao fosfoenolpiruvato (PEP) numa reação catalisada pela enzima PEP carboxilase, que é encontrada no citoplasma das células das plantas C_4 (Fig. 7.18). O oxaloacetato é então reduzido a malato nos cloroplastos da mesma célula ou convertido no aminoácido aspartato após a adição de um grupo amino. A próxima etapa é uma surpresa: o malato (ou aspartato, dependendo da espécie) desloca-se das células do mesófilo para as células da bainha vascular da folha, onde é descarboxilado produzindo CO_2 e piruvato. O CO_2 então entra no ciclo de Calvin e reage com a RuBP para formar PGA e outros intermediários do ciclo. Ao mesmo tempo, o piruvato retorna às células do mesófilo, onde reage com ATP para formar mais uma molécula de PEP (Fig. 7.19). Conseqüentemente, a anatomia das folhas de plantas C_4 permite uma separação espacial entre a via C_4 e o ciclo de Calvin.

As duas enzimas carboxiladoras primárias utilizam formas diferentes da molécula de dióxido de carbono como substrato. A RuBP carboxilase usa o CO_2, enquanto que a PEP carboxilase utiliza a forma hidratada do CO_2, o íon bicarbonato (HCO_3^-), como seu substrato. A RuBP carboxilase é encontrada nos cloroplastos, enquanto que a PEP carboxilase ocorre na substância básica do citoplasma.

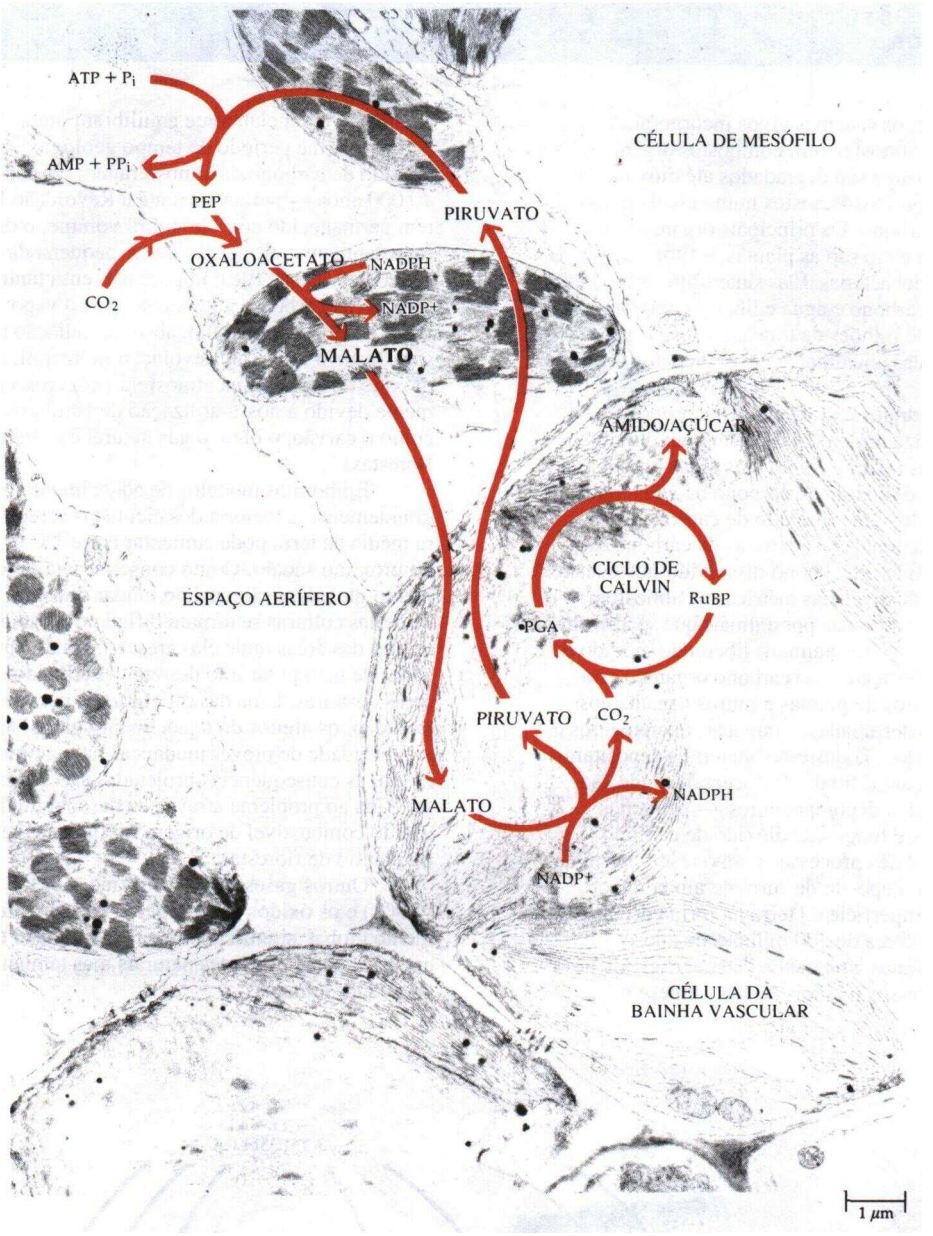
Tipicamente, as folhas das plantas C_4 são caracterizadas por um arranjo ordenado das células do mesófilo em torno da camada de células da bainha vascular, de modo que, juntas, as duas formam camadas concêntricas em torno do feixe vascular (Fig. 7.20). Esta organização em forma de coroa é denominada anatomia Kranz. (*Kranz* é a palavra alemã que significa "coroa".) Em algumas plantas C_4, os cloroplastos das células do mesófilo têm grana bem desenvolvidos, enquanto que os cloroplastos das células da bainha vascular ou têm grana pouco desenvolvidos ou não têm nenhum (Fig. 7.21). Adicionalmente, quando a fotossíntese está ocorrendo, os cloroplastos da bainha vascular geralmente formam grãos de amido maiores e mais numerosos do que os cloroplastos das células do mesófilo.

A Eficiência das Plantas C_4

A fixação de CO_2 nas plantas C_4 tem um custo energético maior do que o das plantas C_3. Para cada molécula de CO_2 fixada na via C_4,



7.18
A fixação de dióxido de carbono pela via C_4. O dióxido de carbono é "fixado" ao fosfoenolpiruvato (PEP) pela enzima PEP carboxilase. Dependendo da espécie, o oxaloacetato resultante é reduzido a malato ou convertido em aspartato através da adição de um grupo amino ($-NH_2$). O malato ou o aspartato passam para as células da bainha vascular, onde CO_2 é liberado para o ciclo de Calvin.



7.19
*A via de fixação de carbono em plantas de milho (*Zea mays*), uma planta C_4. O CO_2, fixado primeiramente nas células do mesófilo como oxaloacetato, é rapidamente convertido a malato. O malato é então transportado para as células da bainha vascular onde o CO_2 é liberado. O CO_2 assim liberado entra no ciclo de Calvin, produzindo finalmente açúcares e amido. O piruvato retorna às células do mesófilo para a regeneração do fosfoenolpiruvato.*

uma molécula de PEP precisa ser regenerada a um custo de dois grupos fosfato por ATP. Assim, as plantas C_4 necessitam, ao todo, de cinco ATPs para fixar uma molécula de CO_2, enquanto que as plantas C_3 necessitam de apenas três. Alguém poderia perguntar por que as plantas C_4 desenvolveram evolutivamente tal método de fornecimento de CO_2 para o ciclo de Calvin aparentemente complexo e energeticamente dispendioso.

A fotossíntese nas plantas C_3 é sempre acompanhada pela **fotorrespiração**, um processo que *consome* oxigênio e *libera* gás carbônico em presença de luz (Fig. 7.22). A fotorrespiração é um processo que causa desperdício. Diferentemente da respiração mitocondrial, a fotorrespiração não é acompanhada pela fosforilação oxidativa; portanto, ela não produz nenhum ATP. Além disso, a fotorrespiração desvia parte do poder redutor, gerado nas reações dependentes de luz, da biossíntese de glicose para a redução de oxigênio. Sob condições atmosféricas normais, até 50% do carbono fixado na fotossíntese pelas plantas C_3 pode ser reoxidado a CO_2 durante a fotorrespiração. A fotorrespiração é muito ativa nas plantas C_3, limitando seriamente a sua eficiência, mas é quase ausente nas plantas C_4.

O principal substrato oxidado na fotorrespiração de plantas C_3 é o glicolato. O glicolato é oxidado nos peroxissomos (Cap. 2) das células fotossintetizantes e é formado pela quebra oxida-

O Ciclo do Carbono

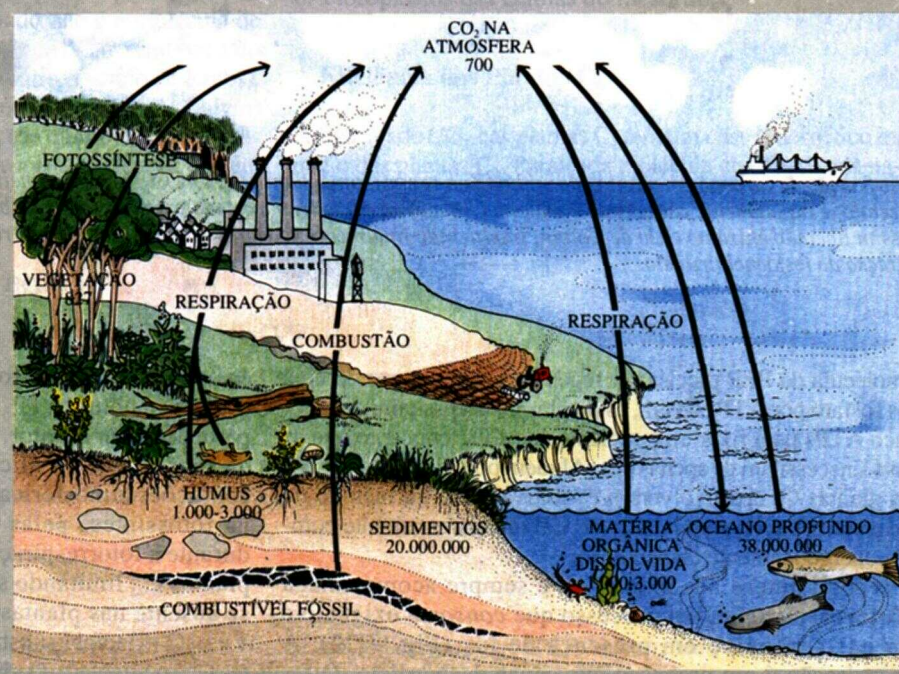
Através da fotossíntese, os sistemas vivos incorporam o dióxido de carbono da atmosfera em compostos orgânicos. Na respiração, estes compostos são degradados até dióxido de carbono e água. Estes processos, vistos numa escala mundial, resultam no ciclo do carbono. Os principais organismos fotossintetizantes neste ciclo são as plantas, o fitoplâncton, as algas marinhas e as cianobactérias. Elas sintetizam carboidratos a partir de dióxido de carbono e água e liberam oxigênio para a atmosfera. Cerca de 100 bilhões de toneladas métricas de carbono são incorporadas anualmente em compostos orgânicos pela fotossíntese.

Parte dos carboidratos é utilizada pelos próprios organismos fotossintetizantes. As plantas liberam dióxido de carbono a partir de suas raízes e folhas e as algas marinhas e cianobactérias liberam o dióxido de carbono na água, onde ele se mantém em equilíbrio com o dióxido de carbono do ar. Cerca de 500 bilhões de toneladas métricas de carbono são "estocadas" como dióxido de carbono dissolvido nos oceanos e cerca de 700 bilhões de toneladas métricas na atmosfera. Parte dos carboidratos é utilizada por animais que se alimentam de plantas, de algas e de outros animais, liberando dióxido de carbono. Uma parte significativa do carbono orgânico está contida nos corpos mortos de plantas e outros organismos assim como nas folhas derrubadas, carapaças, excrementos e outros materiais rejeitados. Todos estes materiais depositam-se no solo ou submergem até o fundo dos oceanos, onde são usados, consumidos pelos decompositores — pequenos invertebrados, bactérias e fungos. O dióxido de carbono também é liberado por estes processos para o reservatório do ar e dos oceanos. Outro depósito de carbono ainda maior encontra-se abaixo da superfície da terra na forma de carvão ou óleo, depositados lá há cerca de 300 milhões de anos.

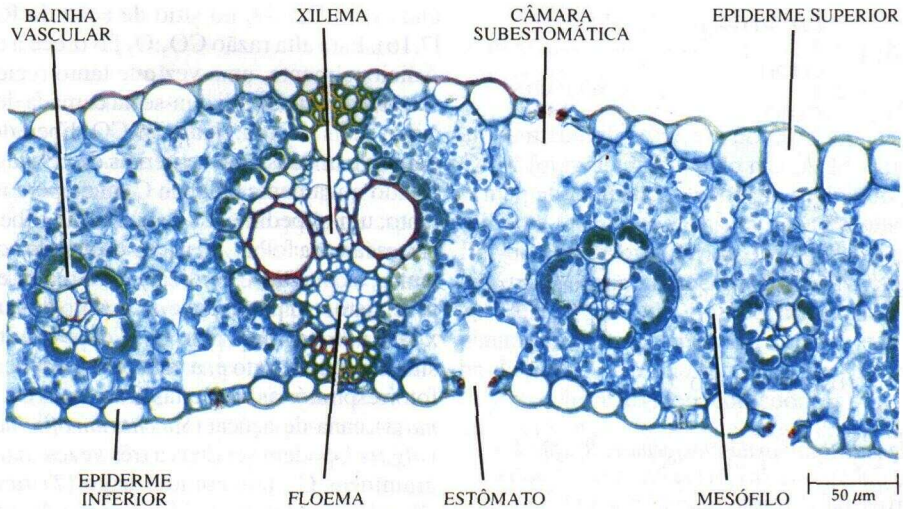
No decorrer dos anos e na média da superfície da terra como um todo, os processos naturais de fotossíntese e respiração essencialmente equilibram um ao outro. Ao longo de um enorme período de tempo geológico, a concentração de dióxido de carbono da atmosfera tem variado, mas nos últimos 10.000 anos — pelo menos até a Revolução Industrial — ela tem permanecido constante. Em volume, o dióxido de carbono representa uma proporção muito pequena da atmosfera, apenas cerca de 0,035%. Ele é importante, entretanto, porque o dióxido de carbono, juntamente com o vapor de água e outros gases, inclusive o metano, absorve radiação infravermelha do sol. Desde o início da Revolução Industrial, a quantidade de dióxido de carbono na atmosfera vem crescendo, principalmente devido à nossa utilização de combustíveis fósseis tais como o carvão, o óleo, o gás natural e à destruição de nossas florestas.

Embora os modelos de aquecimento global difiram grandemente, a maioria dos cientistas acredita que a temperatura média da terra pode aumentar entre 1°C e 6°C até a metade do próximo século. Como conseqüência do contínuo aquecimento global, os climas irão mudar de tal forma que o plantio de certas culturas se tornará difícil ou mesmo impossível em muitas das áreas onde elas crescem atualmente, e, finalmente, capas de gelo polar irão derreter, resultando em inundações de áreas costeiras. Uma das dificuldades para se prever, com exatidão, os efeitos do aquecimento global tem sido a nossa incapacidade de prever mudanças na precipitação. De qualquer modo, as conseqüências projetadas são sérias e atenção deve ser dada ao problema através da descoberta de alternativas ao uso do combustível de origem fóssil e, até certo ponto, através do plantio de florestas.

Outros gases como o metano, os clorofluorcarbonados (CFCs) e os óxidos de nitrogênio também afetam o aquecimento global significativamente. O metano é produzido não apenas a partir de fontes naturais mas também resulta de atividades humanas.



O ciclo do carbono. As setas indicam o movimento dos átomos de carbono. Os números são estimativas da quantidade de carbono armazenada, expressa em bilhões de toneladas métricas. A quantidade de carbono liberada pela respiração e combustão, acredita-se, tem superado a quantidade fixada pela fotossíntese.

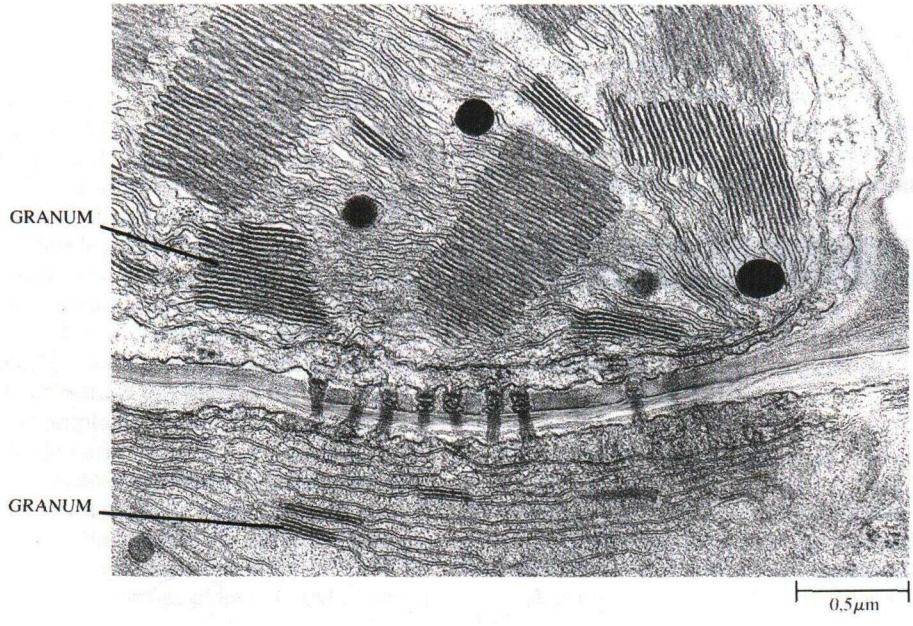


7.20
*Uma secção transversal de um pedaço de folha de milho (*Zea mays*). Como é típico nas plantas C_4, os feixes vasculares (compostos de xilema e floema) são envolvidos por uma larga camada de células contendo cloroplastos que é, por sua vez, circundada por uma camada de células do mesófilo. A via C_4 se dá nas células do mesófilo; o ciclo de Calvin ocorre nas células da bainha vascular.*

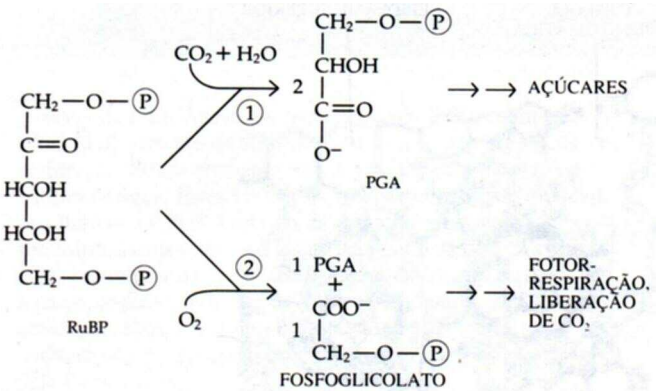
tiva da RuBP pela RuBP carboxilase, a mesma enzima que fixa CO_2 em PGA na via C_3. Como isto é possível?

A RuBP carboxilase pode promover a reação da RuBP com o CO_2 e com o O_2 (Fig. 7.22). De fato, o nome completo desta enzima é *RuBP carboxilase/oxigenase*, em reconhecimento à sua dupla atividade. Quando a concentração de CO_2 é alta e a de O_2 é relativamente baixa, a RuBP carboxilase liga o CO_2 à RuBP para produzir PGA. Quando a concentração de CO_2 é baixa e a de O_2 é relativamente alta, a enzima também age como oxigenase, combinando RuBP e oxigênio para produzir fosfoglicolato e PGA, ao invés das duas moléculas de PGA que são normalmente produzidas na carboxilação. O fosfoglicolato é então convertido a glicolato — o substrato oxidado durante a fotorrespiração.

Alta concentração de CO_2 e baixa concentração de O_2 limitam a fotorrespiração. Conseqüentemente, as plantas C_4 têm uma vantagem evidente em relação às plantas C_3 porque o CO_2 fixado pela via C_4 é essencialmente "bombeado" das células do mesófilo para as células da bainha vascular, mantendo assim uma



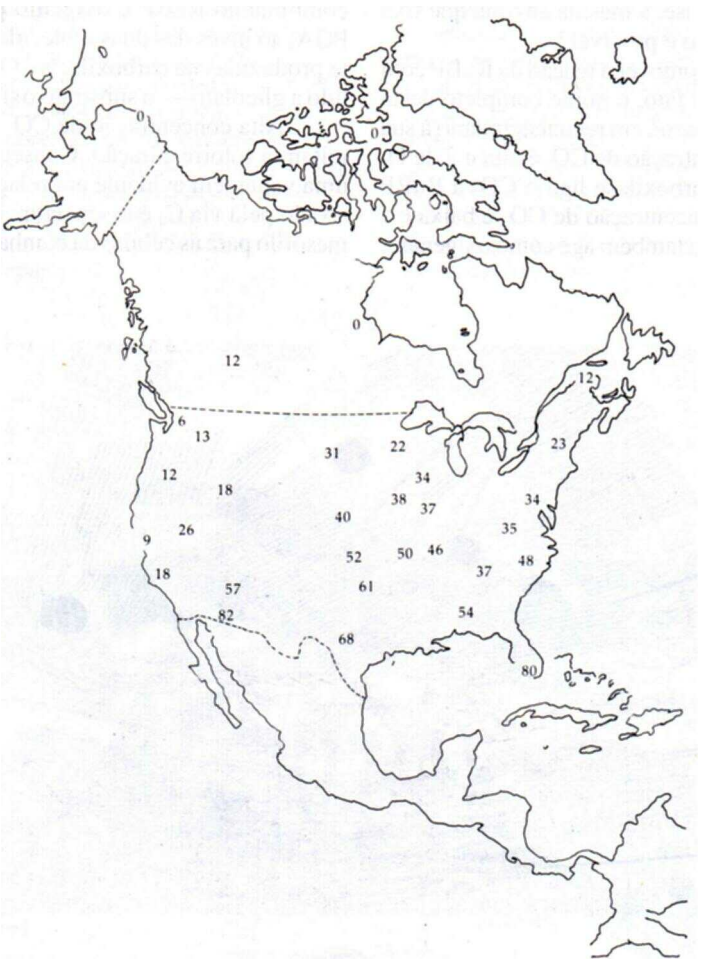
7.21
*Uma elétron-micrografia mostrando porções de cloroplastos em uma célula do mesófilo (acima) e uma célula da bainha vascular (abaixo) de uma folha de milho (*Zea mays*). Compare os grana bem desenvolvidos dos cloroplastos das células do mesófilo com os grana pobremente desenvolvidos dos cloroplastos das células da bainha vascular. Observe os plasmodesmas entre as paredes destas duas células. Os intermediários da fotossíntese passam de uma célula para outra através dos plasmodesmas nesta planta C_4.*



7.22
As reações catalisadas pela RuBP carboxilase/oxigenase. Reação 1 — fixação de CO_2 no ciclo de Calvin — é favorecida por concentrações altas de CO_2 e baixas de oxigênio. A reação 2 também ocorre de maneira significativa, especialmente na presença de concentrações baixas de CO_2 e altas de oxigênio (condições atmosféricas normais). O fosfoglicolato é convertido a glicolato, o substrato da fotorrespiração, nos peroxissomos. A reação 2 diminui a eficiência da fotossíntese porque apenas uma molécula de PGA é formada a partir da RuBP ao invés de duas, como na reação 1.

alta razão CO_2:O_2 no sítio de ação da RuBP carboxilase (Fig. 17.16). Esta alta razão CO_2:O_2 favorece a carboxilação da RuBP. Adicionalmente, uma vez que tanto o ciclo de Calvin quanto a fotorrespiração localizam-se na camada de células da bainha vascular, mais interna, qualquer CO_2 liberado pela fotorrespiração, para as camadas mais externas de células do mesófilo, pode ser fixado novamente pela via C_4 que opera nestas células. Há, portanto, um impedimento de que o CO_2 liberado pela fotorrespiração escape da folha. Além disso, quando comparadas com as plantas C_3, as plantas C_4 utilizam com maior eficiência o CO_2 disponível; isto, em parte, deve-se ao fato de que a enzima PEP carboxilase não é inibida pelo O_2. Como resultado, as taxas de fotossíntese líquida (isto é, a taxa fotossintética total menos as perdas fotorrespiratórias) de certas gramíneas C_4, tais como o milho (*Zea mays*), cana-de-açúcar (*Saccharum officinale*) e o sorgo (*Sorghum vulgare*), podem ser duas a três vezes maiores do que as taxas de gramíneas C_3, tais como o trigo (*Triticum aestivum*), centeio (*Secale cereale*), aveia (*Avena sativa*) e arroz (*Oryza sativa*), sob as mesmas condições ambientais.

Devido ao fato de as plantas C_4 terem evoluído inicialmente nas regiões tropicais, elas são especialmente adaptadas a condições ambientais caracterizadas por altas intensidades luminosas, temperaturas elevadas e à seca. A faixa ótima de temperatura para a fo-



7.23
Os números mostrados aqui indicam as percentagens do número total de espécies de gramíneas que apresentam a via C_4 em cada uma das 32 floras locais da América do Norte. As percentagens maiores são encontradas naquelas regiões com as temperaturas mais altas durante a estação de crescimento.

tossíntese das plantas C_4 é muito maior do que aquela para a fotossíntese das plantas C_3. As plantas C_4 crescem mesmo em temperaturas que poderiam, eventualmente, ser letais para muitas espécies C_3. Devido à sua maior eficiência no uso do CO_2, as plantas C_4 podem atingir a mesma taxa fotossintética que as plantas C_3 com uma menor abertura estomática e, com isso, minimizar consideravelmente a perda de água. As análises da distribuição geográfica das espécies C_4 na América do Norte têm mostrado que estas espécies são geralmente mais abundantes em climas com temperaturas mais altas. Entretanto, parece que existem certas diferenças entre as monocotiledôneas e as dicotiledôneas quanto à temperatura mais adequada para a fotossíntese. Assim, por exemplo, gramíneas C_4 são mais abundantes em regiões que têm temperaturas mais altas durante a estação de crescimento (Fig. 7.23); em contraste, as dicotiledôneas C_4 são mais abundantes em regiões que têm maior aridez durante a estação de crescimento.

Um exemplo admirável da ocorrência de diferentes padrões de crescimento nas plantas C_4 é encontrado nos gramados norte-americanos; nas regiões mais frias do país eles são constituídos principalmente por gramíneas C_3 tais como capim-do-campo (*Poa pratensis*) e o capim-panasto (*Agrostis tenuis*). O capim-colchão (*Digitaria sanguinalis*), que quase sempre sobrepõe-se a estas gramíneas verde-escuras e de folhas finas com segmentos de suas folhas mais largas e verde-amareladas, é uma gramínea C_4 que cresce muito mais rapidamente sob o calor do verão do que as gramíneas temperadas C_3 mencionadas acima.

Todas as plantas hoje conhecidas que utilizam a via C_4 para a fixação de CO_2 são plantas pertencentes ao grupo das angiospermas, até agora representadas por pelo menos 19 famílias, três de monocotiledôneas e 16 de dicotiledôneas; entretanto, em nenhuma família encontrou-se apenas espécies C_4. Esta via, sem dúvida alguma, surgiu independentemente muitas vezes ao longo do processo evolutivo.

METABOLISMO ÁCIDO DAS CRASSULÁCEAS

O metabolismo ácido das crassuláceas, comumente designado **CAM**, evoluiu independentemente em muitas plantas suculentas, incluindo os cactos (Cactaceae) e crassuláceas (Crassulaceae). As plantas são consideradas CAM se as suas células fotossintetizantes possuem a capacidade de fixar CO_2 no escuro via PEP carboxilase. O ácido málico assim formado é armazenado no vacúolo. Durante o período seguinte de luz, o ácido málico é descarboxilado e o CO_2 é transferido para a RuBP no ciclo de Calvin, *no interior da mesma célula*. Assim, as plantas CAM, tais quais as plantas C_4, utilizam tanto a via C_4 quanto a via C_3; entretanto, elas diferem das plantas C_4 devido à existência de uma separação temporal entre as duas vias nas plantas CAM, diferentemente da separação espacial encontrada nas plantas C_4.

As plantas CAM são amplamente dependentes da acumulação noturna de dióxido de carbono para a realização de sua fotossíntese porque seus estômatos permanecem fechados durante o dia, retardando desta maneira a perda de água. Obviamente isto é vantajoso nas condições de alta intensidade luminosa e de estresse hídrico sob as quais vive a maioria das plantas CAM. Se toda a absorção de CO_2 atmosférico nas plantas CAM ocorre à noite, a eficiência no uso da água apresentada por estas plantas pode ser muitas vezes maior do que aquela encontrada nas plantas C_3 e C_4. Durante os períodos de seca prolongada, algumas plantas CAM podem manter seus estômatos fechados durante o dia e a noite, mantendo taxas metabólicas baixas por intermédio da refixação do CO_2 respiratório durante a acumulação de ácido málico no escuro, seguida pela fixação de CO_2 via ciclo de Calvin no dia seguinte.

Entre as espécies vasculares, as plantas CAM são mais amplamente distribuídas do que as plantas C_4. O metabolismo CAM foi relatado em pelo menos 23 famílias de angiospermas, principalmente dicotiledôneas, incluindo plantas domésticas familiares tais como crassuláceas (*Kalanchoë daigremontiana*), flor-de-cera (*Hoya carnosa*) e espada-de-são-jorge (*Sansevieria zeylanica*), uma monocotiledônea. Nem todas as plantas CAM apresentam elevado grau de suculência; dois exemplos destas plantas menos suculentas são o abacaxi (*Ananas comosus*) e "barba-de-velho" (*Tillandsia usneoides*), ambas membros da família Bromeliaceae (monocotiledôneas). Existem relatos de que algumas plantas não pertencentes à classe das angiospermas apresentam atividade CAM, inclusive a bizarra gimnosperma *Welwitschia mirabilis* (ver Fig. 17.36), uma espécie aquática do gênero *Isoetes* e algumas samambaias. *Welwitschia,* entretanto, fixa CO_2 predominantemente pela via C_3.

O SIGNIFICADO ADAPTATIVO DOS MECANISMOS FOTOSSINTÉTICOS

Tendo em vista nossas discussões anteriores sobre a fotossíntese C_3, C_4 e CAM, esperamos que tenha se tornado evidente que, não obstante a importância do mecanismo fotossintético, este não é o único fator determinante do local onde as plantas vivem. Todos os três mecanismos têm vantagens e desvantagens e as plantas podem competir com sucesso apenas quando os benefícios de sua fotossíntese superam outros fatores. Assim, por exemplo, embora as plantas C_4 geralmente tolerem temperaturas mais elevadas e condições mais secas do que as plantas C_3, as plantas C_4 podem não ter sucesso ao competirem em temperaturas abaixo de 25°C. Em parte, isto se deve ao fato de as plantas C_4 serem mais sensíveis ao frio do que as plantas C_3. Além disto, conforme já discutido, as plantas CAM, melhor adaptadas a condições muito áridas, economizam água fechando os estômatos durante o dia. Este processo, entretanto, reduz significativamente a capacidade de estas plantas absorverem e fixarem o CO_2 atmosférico. Como conseqüência, as plantas CAM crescem lentamente e competem de forma desvantajosa com as espécies C_3 e C_4 quando as condições ambientais são menos extremas. Assim, até certo ponto, cada tipo fotossintético de planta é vítima do seu próprio mecanismo.

Resumo

Na fotossíntese, a energia luminosa é convertida em energia química e o carbono é "fixado" em compostos orgânicos. A equação geral desta reação é

$$CO_2 + 2H_2A + \text{energia luminosa} \longrightarrow (CH_2O) + H_2O + 2A$$

na qual H_2A representa a água ou alguma outra substância que possa ser oxidada (isto é, a partir da qual elétrons possam ser removidos) e o (CH_2O) representa carboidrato.

A primeira etapa da fotossíntese é a absorção da energia luminosa pelas moléculas dos pigmentos. Os pigmentos envolvidos na fotossíntese dos eucariontes incluem as clorofilas e os carotenóides, que se encontram empacotados nos tilacóides dos cloroplastos constituindo unidades fotossintetizantes denominadas fotossistemas. A luz absorvida pelas moléculas dos pigmen-

tos impulsiona os seus elétrons para níveis mais elevados de energia. A maneira pela qual moléculas dos pigmentos se organizam nos fotossistemas permite que elas sejam capazes de transferir esta energia para as moléculas especiais de pigmentos encontradas nos centros de reação. A maioria dos organismos fotossintetizantes possui dois fotossistemas, o Fotossistema I e o Fotossistema II.

Nem todas as reações fotossintetizantes exigem luz. A seqüência de reações que requer luz é denominada "reações dependentes de luz" e aquela que não necessita de luz é chamada "reações independentes de luz".

No modelo atualmente mais aceito sobre as reações dependentes de luz, a energia luminosa entra no Fotossistema II, onde é aprisionada pelas moléculas de clorofila P_{680} do centro de reação. A partir de P_{680}, os elétrons são impulsionados para níveis mais elevados de energia, onde são aceitos por um aceptor de elétrons. À medida que os elétrons são removidos de P_{680}, eles são substituídos por elétrons de baixa energia das moléculas da água, havendo a produção de oxigênio. Os pares de elétrons, à medida que têm sua energia dissipada, passam para o Fotossistema I percorrendo uma cadeia transportadora de elétrons; esta passagem gera um gradiente de prótons que direciona a síntese de ATP a partir de ADP e fosfato (fotofosforilação). Enquanto isso, a energia absorvida pelo Fotossistema I é transferida para as moléculas de clorofila P_{700} dos centros de reação do Fotossistema I. Os elétrons energizados são finalmente aceitos pela molécula da coenzima $NADP^+$ e os elétrons removidos de P_{700} são substituídos por elétrons provenientes do Fotossistema II. A energia produzida pelas reações dependentes de luz é armazenada em moléculas de NADPH e no ATP formado na fotofosforilação. A fotofosforilação também ocorre no fluxo cíclico de elétrons, um processo que não necessita do Fotossistema II.

Tal como a fosforilação oxidativa nas mitocôndrias, a fotofosforilação nos cloroplastos é um processo químio-osmótico. À medida que os elétrons fluem através da cadeia transportadora de elétrons do Fotossistema II para o Fotossistema I, prótons são bombeados do estroma para o interior do espaço dos tilacóides, criando um gradiente de energia potencial. Quando os prótons movimentam-se a favor deste gradiente do espaço do tilacóide de volta para o estroma, passando pela ATP sintase, o ATP é formado.

Nas reações independentes de luz, que ocorrem no estroma dos cloroplastos, o NADPH e o ATP produzidos pelas reações dependentes de luz são utilizados para reduzir o dióxido de carbono à forma de carbono orgânico. Este processo de redução é conseguido através do ciclo de Calvin. No ciclo de Calvin, a molécula de dióxido de carbono é combinada com um composto inicial, um açúcar de cinco carbonos chamado de ribulose 1,5-bisfosfato (RuBP), para formar duas moléculas do composto de três carbonos, o 3-fosfoglicerato (PGA). A cada volta do ciclo, um átomo de carbono é incorporado ao ciclo. Seis voltas no ciclo produzem duas moléculas de três carbonos, o gliceraldeído 3-fosfato. A cada volta do ciclo, RuBP é regenerada. Embora a glicose comumente seja representada como um produto final da fotossíntese, a maior parte do carbono fixado é convertida em sacarose ou amido.

As plantas nas quais o ciclo de Calvin constitui a única via de fixação de carbono e nas quais o primeiro produto detectável da fixação do CO_2 é o PGA são chamadas plantas C_3. Nas plantas denominadas C_4, o dióxido de carbono é inicialmente fixado pelo fosfoenolpiruvato (PEP) para produzir oxaloacetato, um composto de quatro carbonos. O oxaloacetato é rapidamente convertido em malato ou aspartato através dos quais o CO_2 é transferido para a RuBP no ciclo de Calvin. O ciclo de Calvin nas plantas C_4 ocorre nas células da bainha vascular, enquanto que a via C_4 ocorre nas células do mesófilo. As plantas C_4 utilizam mais eficientemente o CO_2 do que as plantas C_3 em parte porque a PEP carboxilase não é inibida pelo O_2, possibilitando assim que as plantas C_4 capturem o CO_2 com um mínimo de perda de água. Além dissó, a fotorrespiração, um processo que consome oxigênio e libera CO_2 em presença de luz, é ativa nas plantas C_3 mas quase ausente nas plantas C_4.

O metabolismo ácido das crassuláceas (CAM) é encontrado em muitas plantas suculentas. Nas plantas CAM, a fixação do CO_2 pela PEP carboxilase em compostos de quatro carbonos ocorre à noite, quando os estômatos estão abertos. Os compostos C_4 são armazenados ao longo da noite, e então, durante o dia, quando os estômatos estão fechados, o CO_2 é transferido para a RuBP no ciclo de Calvin. O ciclo de Calvin e a via C_4 ocorrem dentro das mesmas células nas plantas CAM; assim, estas duas vias, que estão separadas espacialmente nas plantas C_4, encontram-se temporalmente separadas nas plantas CAM.

Sugestão para Leituras Adicionais

Alberts, Bruce, Dennis Bray, Julian Lewis, Martin Raff, Keith Roberts, and James D. Watson: *Molecular Biology of the Cell,* 2d ed., Garland Publishing, Inc., New York, 1989.

Uma ampla cobertura tanto da biologia molecular de célula quanto do comportamento das células em animais e plantas multicelulares. Apresentando uma abordagem realmente moderna sobre célula, trata-se de um livro lindamente ilustrado. Escrito para cursos introdutórios de biologia celular.

Asimov, I: *Life and Energy,* Avon Books, New York, 1962.

Uma descrição elementar mas elegante sobre as bases energéticas da vida, elaborada por um dos maiores escritores científicos de nosso tempo.

Baker, D.A., and J. L. Hall: *Solute Transport in Plant Cells and Tissues,* Longman Scientific & Technical, Harlow, Essex, England, 1988.

Um livro com muitos autores enfatizando aspectos da fisiologia do transporte que têm recebido, atualmente, a atenção dos pesquisadores da área, cobrindo uma ampla faixa de tópicos.

Becker, Wayne M., and David W. Deamer: *The World of the Cell,* 2d ed., Benjamin/Cummings, Redwood City, Calif., 1991.

Um livro geral e abrangente de biologia celular que inclui tópicos de bioenergética e de metabolismo energético da célula; escrito para estudantes de graduação.

Conant, James B. (ed.): *Harvard Cases Histories in Experimental Science,* vol. 2, Harvard University Press, Cambridge, Mass., 1964.

Caso número 5, "Plants and the Atmosphere", editado por Leonard K. Nash, descreve os trabalhos iniciais sobre a fotossíntese. A narrativa, apresentada pelos próprios pesquisadores, ilumina o contexto histórico no qual as descobertas iniciais foram feitas.

Cram, Jane M., and Donald J. Cram: *The Essence of Organic Chemistry,* Addison-Wesley Publishing Co., Inc., Reading, Mass., 1978.

Um livro-texto elementar enfatizando os aspectos da química orgânica mais relevantes para os processos da vida.

"Frontiers in Biology: The Cell Cycle," *Science* 246(4930):603-640, November, 1989.

Uma série de seis artigos que abordam vários aspectos do ciclo celular; descreve os trabalhos experimentais que têm fornecido evidências sobre vários mecanismos de controle.

Gabriel, Mordecai L., and Seymour Fogel (eds.) *Great Experiments in Biology,* Prentice Hall, Inc., Englewood Cliffs, N.J., 1955.*

Apresenta muitas descobertas fundamentais para a biologia descritas em primeira mão através da ótica de seus descobridores. Os exemplos foram bem escolhidos e o seu valor é engrandecido por notas explicativas e tabelas cronológicas a respeito dos avanços cruciais em várias áreas da biologia.

Govindjee, and William J. Coleman: "How Plants Make Oxygen," *Scientific American,* February 1990, pages 50-58.

Um artigo interessante sobre o "temporizador de oxidação da água" usado pelas células fotossintetizantes para quebrar as moléculas da água.

Gunning, B.E.S., and A.W. Robards (eds.): *Intercellular Communications in Plants: Studies on Plasmodesmata,* Springer-Verlag, New York, 1976.

Uma notável série de revisões sobre a estrutura dos plasmodesmas, distribuição e função provável, escrita por especialistas importantes na área.

Gunning, B.E.S., and M.W. Steer: *Plant Cell Biology: An Ultrastructural Approach,* reprint edition published by M.W. Steer, 1986.

Uma coleção de fotomicrografias eletrônicas de plantas e suas respectivas explicações.

Kluge, M., and I.P. Ting: "Crassulacean Acid Metabolism: Analysis of an Ecological Adaptation," *Ecological Studies,* vol. 30, Springer-Verlag, New York, 1978.

Um tratamento abrangente de todos os aspectos do metabolismo ácido das crassuláceas com ênfase especial em seu significado ecológico. O papel das plantas CAM na agricultura também é considerado.

Lehninger, Albert L., David L. Nelson, and Michael M. Cox: *Principles of Biochemistry,* 2d ed., Worth Publishers, Inc., New York, 1992.

Este texto introdutório é destacado pela sua clareza e por seu enfoque consistente sobre a célula viva. O livro apresenta numerosas aplicações médicas e práticas.

Monson, Russell K.: "On the Evolutionary Pathways Resulting in C_4 Photosynthesis and Crassulacean Acid Metabolism (CAM)," *Advances in Ecological Research* 19:57-110, 1989.

Uma revisão excelente da literatura comparando a assimilação de CO_2 pelas plantas C_3, C_4, CAM e intermediárias C_3-C_4.

Prescott, David M., *Cells: Principles of Molecular Structure and Function,* Jones and Bartlett Publishers, Boston, 1988.

Um livro-texto conciso e atualizado sobre biologia celular, escrito para cursos introdutórios ao nível de graduação. O capítulo 4 é dedicado ao metabolismo e fluxo de energia.

Robinson, David G.: *Plant Membranes: Endo - and Plasma Membranes of Plant Cells,* John Wiley & Sons, Inc., New York, 1985.

Uma monografia atualizada sobre a estrutura e função das membranas das plantas.

Salisbury, Frank B., and Cleon W. Ross: *Plant Physiology,* 4th ed., Wadsworth Publishing Co., Inc. Belmont, Calif., 1991.

Uma revisão detalhada e útil englobando todo o assunto.

Stryer, Lubert: *Biochemistry,* 3d ed., W.H. Freeman and Company, San Francisco, 1988.

Uma boa introdução sobre a energética celular.

Stumpf, P.K., and E.E. Conn (eds.): *The Biochemistry of Plants: A Comprehensive Treatise,* vol. 1 *The Plant Cell,* N.E. Tolbert (ed.), Academic Press, New York, 1980.

Um livro com muitos autores a respeito da estrutura e função das células vegetais. O primeiro capítulo é introdutório e discute a célula de forma global. Cada um dos capítulos restantes é dedicado a um componente subcelular diferente.

Ting, I.P., and M. Gibbs (eds.): "Crassulacean Acid Metabolism," *Proceedings of the Fifth Annual Symposium in Botany,* University of California, Riverside, American Society of Plant Physiology, printed at the Waverly Press, Baltimore, Md., 1982.*

Uma série de trabalhos abordando questões sobre a relação entre estrutura e função das plantas CAM em seus ambientes naturais e sobre a evolução das plantas CAM.

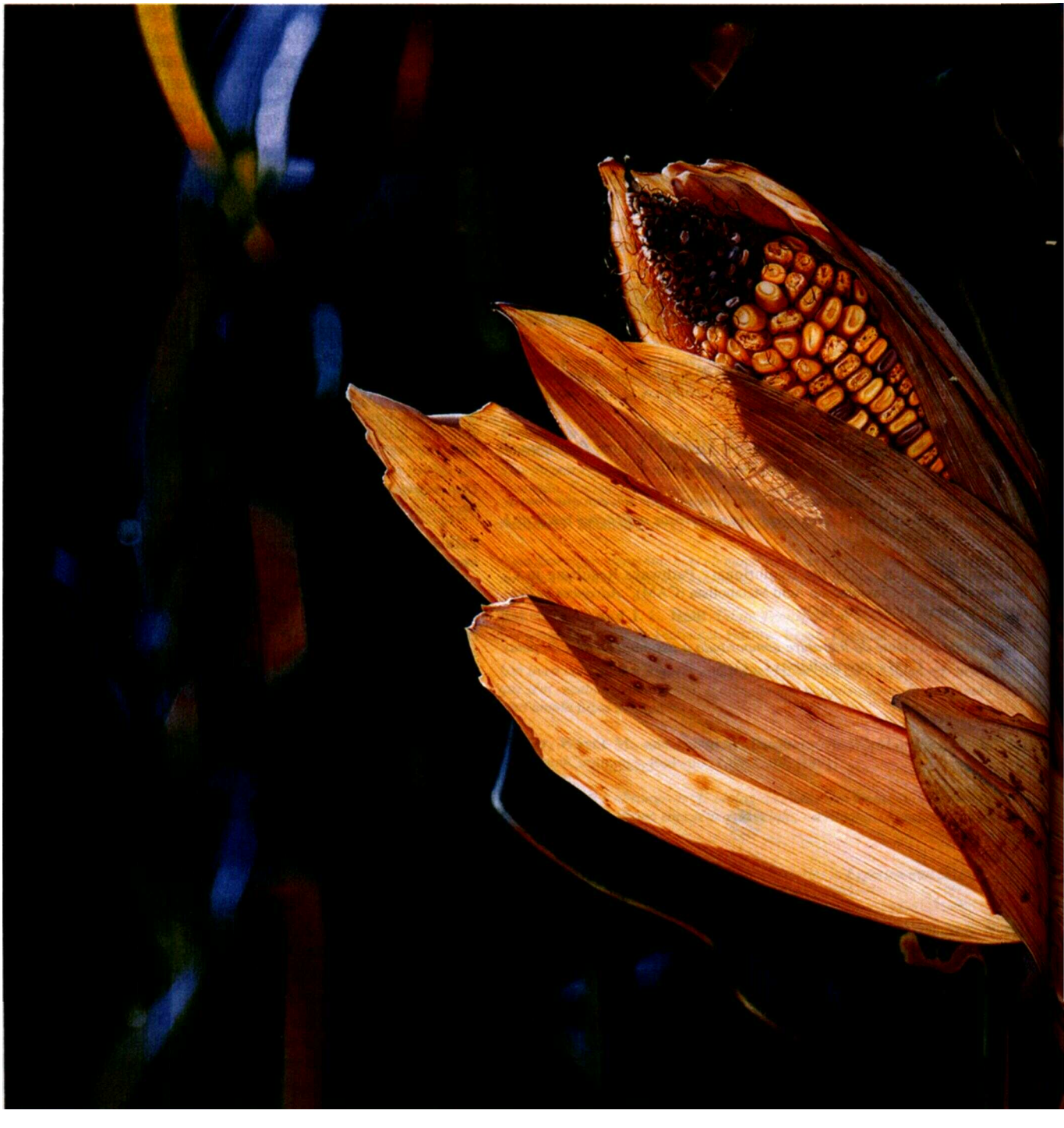
Zelitch, Israel: "Photosynthesis and Plant Productivity," *Chemical and Engineering News* 57(6):28-48, 1979.

Uma descrição concisa mas completa das principais áreas de pesquisa em fotossíntese. Discute várias áreas de pesquisa com relevância direta para a agricultura.

* Disponível em brochura.

SEÇÃO 2

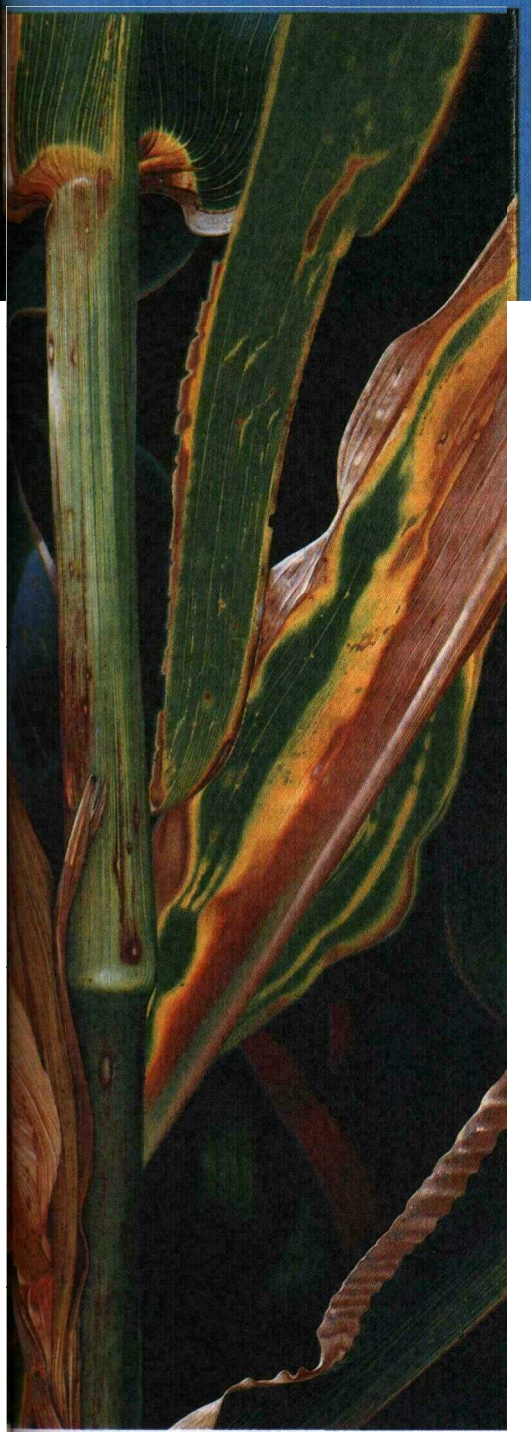
Genética e Evolução



O milho (Zea mays) *é uma das mais importantes plantas cultivadas do mundo. O milho vem sendo há muito um organismo importante em estudos genéticos. As cores diferentes de alguns dos grãos desta figura são o resultado de transposição genética, cujo estudo trouxe o prêmio Nobel à geneticista americana Barbara McClintock.*

CAPÍTULO 8

Genética e Hereditariedade



Desde que o ser humano começou a observar pela primeira vez o mundo ao seu redor, ficou ao mesmo tempo intrigado e admirado a respeito da hereditariedade. Como é possível que a descendência de todos os organismos vivos — sejam eles os dentes-de-leão, os cães, os tamanduás ou os carvalhos — sempre se assemelhe a seus pais e nunca a qualquer outra espécie? Por que uma criança tem os olhos como os da mãe, o queixo como o do pai ou, fato ainda mais intrigante, o nariz como o do avô?

Questões como estas são tão antigas, que já constavam dos escritos gregos, devendo provavelmente ter sido emitidas em épocas ainda mais remotas. Tais questões sempre foram importantes. No decorrer da história, a herança biológica tem sido um fator determinante na distribuição das riquezas, do poder, de territórios e de privilégios. Do ponto de vista biológico, a hereditariedade é o ponto central de qualquer definição que se possa ter da vida.

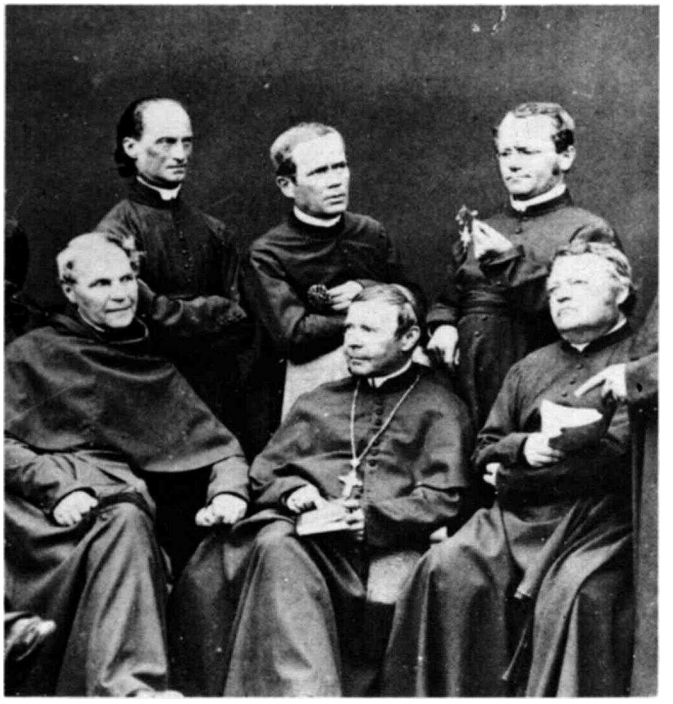
Muito do nosso conhecimento atual a respeito da hereditariedade baseia-se diretamente em certos princípios descobertos por Gregor Mendel (Fig. 8.1). Embora Mendel nunca tivesse visto um cromossomo, ele conseguiu desenvolver princípios que demonstraram a existência de genes, de cromossomos e do processo meiótico. Neste capítulo deveremos examinar a base física da hereditariedade, ou seja, a meiose, discutindo alguns aspectos do trabalho de Mendel, além de considerar a base molecular da herança genética.

Reprodução Sexual em Eucariontes

Uma das principais características dos eucariontes como grupo é a reprodução sexual, um processo que não ocorre em procariontes (bactérias).* Embora alguns eucariontes não se reproduzam sexualmente, é evidente que a maioria destes organismos perdeu a capacidade de fazê-lo durante sua história evolutiva.

A reprodução sexual envolve uma alternância regular entre meiose e fertilização. **Meiose** é o processo de divisão nuclear

*N. T.: Considera-se como procariontes não apenas as bactérias, mas também as algas azuis (Cianophyta).



8.1
Gregor Mendel (1822-1884), que aparece em pé à direita segurando um brinco-de-princesa (Fuchsia), *desenvolveu seus estudos em um mosteiro austríaco. Seu trabalho no campo da genética não foi entendido e, conseqüentemente, foi completamente ignorado durante toda sua vida, sendo redescoberto em 1900.*

através do qual o número cromossômico é reduzido do nível diplóide ($2n$) para o nível haplóide (n). Durante a meiose, o núcleo de uma célula diplóide passa por duas divisões, uma das quais reducional. Tais divisões resultam na produção de quatro núcleos-filhos, cada qual contendo a metade do número de cromossomos do núcleo original. Em plantas, a meiose ocorre durante a produção de gametas em flores, esporos em esporângios ou estruturas similares. A **fertilização** ou singamia é o processo pelo qual duas células haplóides (gametas) fusionam-se para formar um zigoto diplóide. Assim sendo, a fertilização restabelece o número cromossômico diplóide.

Organismos diplóides possuem dois conjuntos cromossômicos, cada um destes derivado de um dos pais. Cromossomos correspondentes, que formam pares durante a meiose, são denominados **homólogos**. A interação de produtos indiretamente derivados de ambos os conjuntos cromossômicos determina as características genéticas de determinado organismo diplóide.

Estrutura dos Cromossomos Eucarióticos

Os cromossomos dos eucariontes são compostos de DNA e proteína, que conjuntamente constituem a cromatina. Cada cromossomo eucariótico consiste em uma única molécula dupla espiralada de DNA, mantendo-se esta estrutura durante toda a sua extensão. Se a dupla-molécula de DNA (ver Fig. 8.15) fosse esticada, iria estender-se por vários centímetros. As proteínas estruturais mais comumente ligadas ao DNA são as **histonas**, as quais estão presentes em quantidades tão volumosas que sua massa total é praticamente proporcional à do DNA. As histonas têm um importante papel no empacotamento ou condensação do DNA nuclear de forma organizada.

Por possuírem concentrações muito altas dos aminoácidos arginina e lisina, as histonas são carregadas positivamente. Ao contrário das histonas, a dupla hélice de DNA, com seus grupos fosfato expostos, têm polaridade negativa. Em conseqüência, as histonas ligam-se fortemente em torno do DNA, formando unidades estruturais repetitivas, os chamados **nucleossomos**, que dão à cromatina um aspecto de "colar de contas" quando vistos ao microscópio eletrônico (Fig. 8.2a) após tratamentos que "relaxam" a estrutura original do DNA. Cada nucleossomo consiste em um octâmero (complexo de oito moléculas) de quatro tipos diferentes de histonas, com a hélice de DNA enrolada duas vezes à sua volta (Fig. 8.2b). Através de tais nucleossomos, o DNA é eficientemente empacotado e protegido de degradação enzimática.

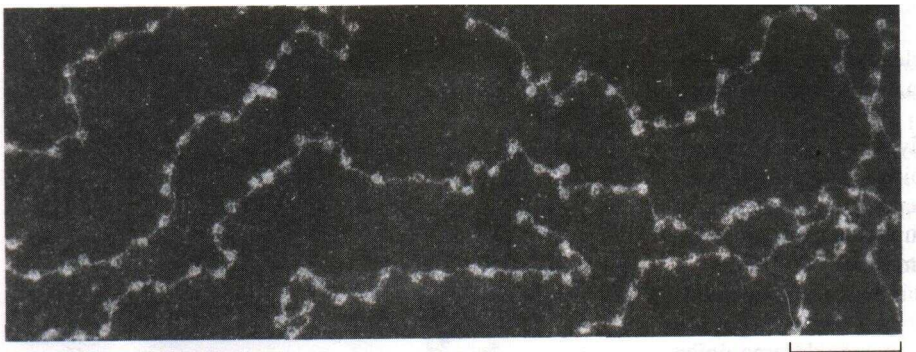
Entre os nucleossomos há cadeias de *DNA espaçador*, ligadas a proteínas não histônicas. As proteínas não histônicas que ocorrem em cromossomos têm funções bastante diversificadas. Incluem reguladores de leitura ou transcrição de determinados genes, enzimas envolvidas na modificação de ácidos nucléicos e proteínas, bem como proteínas que ditam a estrutura dos cromossomos e dos núcleos.

Algumas porções dos cromossomos permanecem empacotadas, resultando em uma forma altamente condensada da cromatina, denominada **heterocromatina**. A cromatina restante, que não permanece condensada durante a intérfase, denomina-se **eucromatina**. A organização condensada da heterocromatina bloqueia a transcrição de mRNA, sendo a expressão de genes eucromáticos freqüentemente inibida se estes estão localizados acerca da região heterocromática.

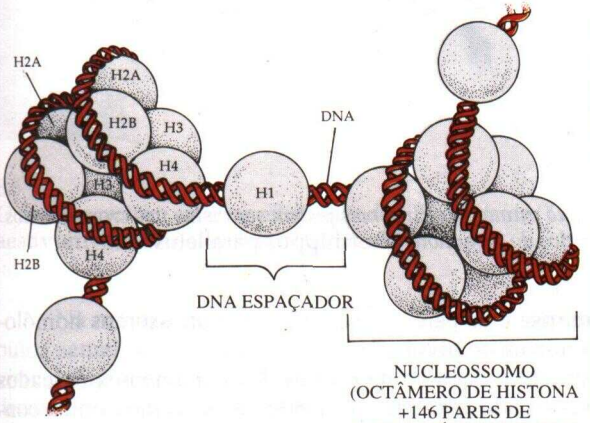
Durante o início da meiose e da mitose, a eucromatina condensa-se. O DNA agrega-se inicialmente em uma série de espirais estreitas separadas por regiões não espiraladas. Tais regiões espiraladas ou **cromômeros** são muito maiores que os nucleossomos e podem ser observadas em microscópio ótico (Fig. 8.2c). Mesmo espirais maiores são formadas em certos estágios de divisão nuclear (Fig. 8.3b).

Meiose

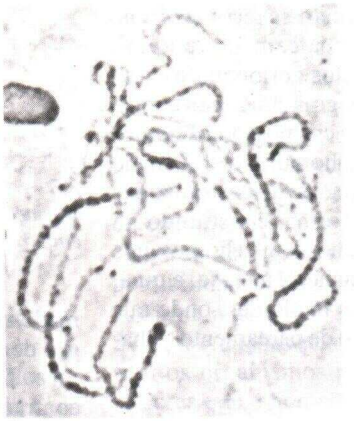
A meiose ocorre somente em células diplóides especializadas e apenas em ocasiões particulares no ciclo de vida de um determinado organismo. Através da meiose e da citocinese, uma única célula diplóide dá origem a quatro células haplóides — os chamados gametas ou esporos. Um **gameta** é uma célula que se une a outro gameta a fim de produzir um **zigoto** diplóide. O zigoto pode então dividir-se meioticamente, produzindo quatro células haplóides unicelulares, ou mitoticamente, eventualmente formando um organismo diplóide multicelular. Se as células formadas são haplóides, estas podem funcionar como: (1) organismos unicelulares independentes ou (2) gametas e, neste caso, eventualmente unir-se com outro gameta (fertilização). Quando um organismo multicelular diplóide é formado, deverá na maioria dos casos oportunamente produzir ou esporos haplóides ou gametas através de meiose. Um **esporo** é uma célula que pode originar um organismo sem fundir-se com outra célula. Esporos freqüentemente dividem-se mitoticamente, produzindo organismos multicelulares que são inteiramente haplóides e podem eventualmente originar gametas por mitose (ver Fig. 10.10, Cap. 10).



(a)



(b)

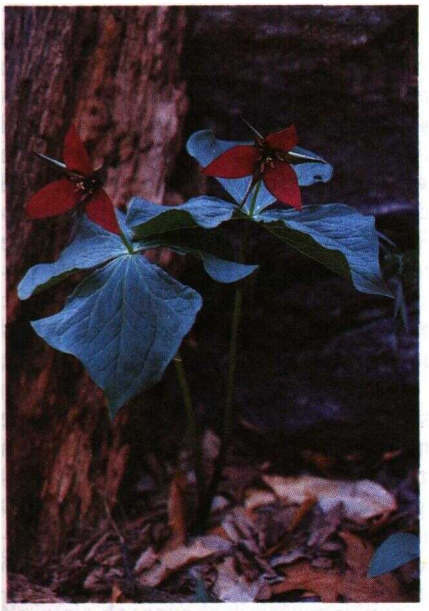


(c)

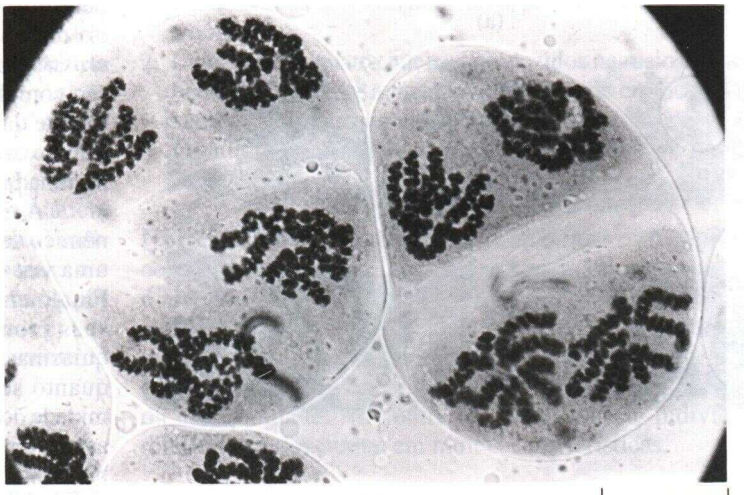
8.2
(a) *Elétron-micrografia de nucleossomos e respectivos fios intermediários de DNA de eritrócito de galinha (glóbulos vermelhos do sangue). Cada um dos nucleossomos — as estruturas que se assemelham a contas de um colar — tem cerca de 10 nanômetros de diâmetro.*

(b) *Cada nucleossomo consiste em um octâmero de quatro tipos diferentes de histonas (duas de cada das histonas H2A, H2B, H3 e H4) em torno das quais a hélice de DNA enrola-se duas vezes. Os nucleossomos são separados entre si por DNA espaçador. A histona H1 parece associar-se ao DNA espaçador entre nucleossomos sucessivos.*

(c) *Fotomicrografia de cromossomos meióticos da composta* Hemizonia pungens. *Na figura, as estruturas semelhantes a contas visíveis ao longo dos cromossomos pareados não são nucleossomos, mas sim cromômeros, que são porções de cromatina agregada, maiores do que nucleoesomos e conseqüentemente visíveis ao microscópio ótico.*



(a)



(b)

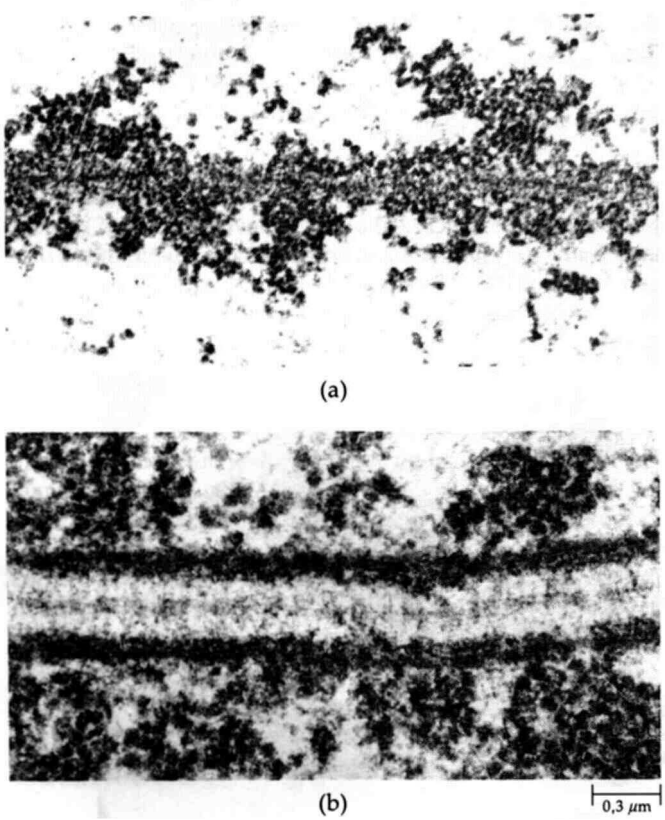
8.3
(a) *Flores de* Trillium erectum *no início da primavera.* (b) *Segunda anáfase da meiose durante a formação de micrósporos em* T. erectum. *A separação dos cromossomos que contêm o material genético, o DNA, está quase completa. Cada um dos núcleos resultantes da divisão deverá possuir a metade do número cromossômico que estava presente no núcleo original no início da meiose.*

PRIMEIRA DIVISÃO MEIÓTICA

A meiose consiste em duas divisões nucleares sucessivas. Observe a Fig. 8.7 para melhor compreensão dos processos descritos nos parágrafos seguintes.

Na **prófase I** (prófase da primeira divisão meiótica) os cromossomos — presentes no número diplóide — tornam-se visíveis na forma de longos e delgados filamentos. Como na mitose (ver Cap. 2), os cromossomos já foram duplicados durante a intérfase precedente. Conseqüentemente, no início da prófase I, cada cromossomo consiste em duas cromátides idênticas unidas na região centromérica. Neste estágio inicial da meiose, porém, os cromossomos aparentam mais ser compostos de uma única cromátide do que de um par.

Antes que cromátides individuais tornem-se reconhecíveis, os cromossomos homólogos pareiam. O pareamento é muito preciso, iniciando-se em um ou mais pontos ao longo dos cromossomos e prosseguindo de modo análogo a um zíper que se fecha, uma vez que as mesmas porções dos cromossomos homólogos localizam-se na mesma ordem. Cada homólogo provém de um ancestral parental diferente e constitui-se de duas cromátides idênticas, sendo o par homólogo, desta forma, constituído de quatro cromátides. O pareamento dos cromossomos homólogos é uma condição necessária para a ocorrência da meiose, a qual, deste modo, não pode ocorrer em células haplóides, onde tais homólogos não estão presentes. O processo de pareamento é chamado **sinapse** e os pares associados de cromossomos homólogos denominam-se **bivalentes**.



8.4
(a) *Parte de um cromossomo de* Lilium *no início da prófase I, antes do pareamento. Note o denso filamento axial. Este filamento, constituído principalmente de proteínas, é capaz de organizar o material genético do cromossomo de modo a prepará-lo para o pareamento e a troca genética.* (b) *Complexo sinaptonêmico em um bivalente de* Lilium.

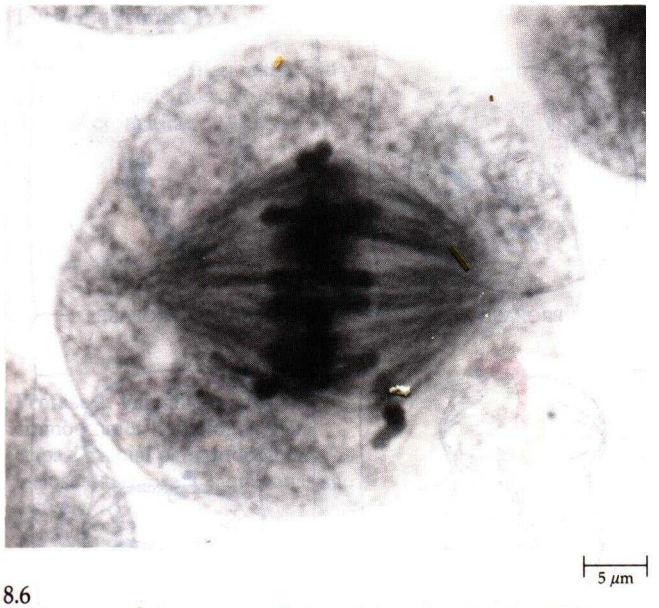
8.5
Variações no número de quiasmas podem ser vistas nos cromossomos emparelhados do gafanhoto Chorthippus parallelus.

Durante o decurso da prófase I, os filamentos pareados contraem-se cada vez mais, tornando-se os cromossomos conseqüentemente mais curtos e espessos. Com o auxílio do microscópio eletrônico, é possível identificar em cada cromossomo um filamento axial densamente corado, constituído principalmente de proteínas (Fig. 8.4a). Durante a primeira metade da prófase, ocorre uma aproximação dos filamentos axiais de um par de cromossomos homólogos, até uma distância de 0,1 micrômetro, formando o **complexo sinaptonêmico** (Fig. 8.4b).

Em material propício, pode-se observar que cada filamento axial é duplo, ou seja, que cada bivalente é constituído de quatro cromátides, duas por cromossomo. Durante o tempo no qual o complexo sinaptonêmico existe, porções das cromátides se rompem e tornam a unir-se com o segmento correspondente da cromátide homóloga. A esta troca de partes denomina-se ***crossing-over*** (sobrecruzamento), resultando em cromátides que são completas, porém compostas de representação genética diferente da original. A Fig. 8.5 mostra a visível evidência de que um *crossing-over* ocorreu: a configuração em forma de "X" denominada **quiasma**.

À medida que a prófase I prossegue, o complexo sinaptonêmico desaparece. O nucléolo usualmente também desaparece, uma vez que a síntese de RNA é temporariamente suspensa. Finalmente, os cromossomos homólogos parecem repelir-se; suas cromátides, porém, permanecem unidas na região dos quiasmas. Estas cromátides separam-se muito lentamente. Enquanto se separam, alguns quiasmas deslizam para a extremidade dos braços cromossômicos. Pode ocorrer um ou mais quiasmas em cada braço do cromossomo ou apenas um em todo o bivalente. A aparência de um determinado bivalente pode variar amplamente, dependendo do número dos quiasmas presentes* (Fig. 8.5).

* N. T.: Não apenas o número, mas também a localização do(s) quiasma(s) influencia a aparência do bivalente.



8.6
O fuso acromático em uma célula-mãe do pólen de trigo (Triticum aestivum) *durante a metáfase I da meiose.*

Na **metáfase I** o fuso acromático — um eixo de microtúbulos semelhantes àqueles que auxiliam na mitose — torna-se visível (Fig. 8.6). Enquanto a meiose prossegue, microtúbulos individuais ligam-se aos centrômeros dos cromossomos de cada bivalente. Esses cromossomos emparelhados movem-se então para o plano equatorial da célula, alinhando-se em ambos os lados do eixo equatorial em uma configuração característica da metáfase I. Os centrômeros dos cromossomos pareados alinham-se no lado oposto do eixo equatorial, ao contrário da metáfase mitótica, onde foi visto que os centrômeros de cada cromossomo individual alinham-se diretamente no plano equatorial.

A **anáfase I** começa quando os cromossomos homólogos se separam e começam a mover-se em direção aos pólos (note outra vez o contraste com a mitose, onde na anáfase os centrômeros se dividem e as cromátides irmãs separam-se). Na anáfase I da meiose, os centrômeros não se dividem e as cromátides irmãs permanecem juntas; são os homólogos que se separam. Devido às trocas de segmentos das cromátides, resultantes do *crossing-over*, as cromátides não são idênticas àquelas do início da meiose.

Na **telófase I**, a espiralação dos cromossomos diminui, dando a estes uma aparência alongada e indistinta. Novas membranas nucleares são sintetizadas pelo retículo endoplasmático, enquanto a telófase passa gradualmente para a intérfase. Finalmente o fuso acromático desaparece, o nucléolo reaparece e a síntese protéica inicia-se novamente. Em muitos organismos, por outro lado, não ocorre intérfase entre a primeira (I) e a segunda (II) divisão meiótica, passando-se, praticamente, diretamente da telófase I à prófase II da segunda divisão meiótica.

SEGUNDA DIVISÃO MEIÓTICA

No início da segunda divisão meiótica, as cromátides ainda permanecem ligadas pelos seus centrômeros. Esta divisão assemelha-se à divisão mitótica: a membrana nuclear, caso uma tenha sido refeita durante a telófase I, sofre desorganização e o nucléolo desaparece no final da **prófase II.** Na **metáfase II** o fuso acromático torna-se novamente aparente e os cromossomos — cada um consistindo em duas cromátides — alinham-se com seus centrômeros no eixo equatorial. Na **anáfase II** os centrômeros dividem-se e afastam-se, enquanto as cromátides recém-separadas, agora denominadas cromossomos-filhos, movem-se para pólos opostos (ver Fig. 8.3). Na **telófase II** novas membranas nucleares e novos nucléolos são reorganizados e os cromossomos, até então contraídos, descondensam-se, originando o núcleo interfásico.

Os estágios da meiose estão resumidos na Fig. 8.7.

AS CONSEQÜÊNCIAS DA MEIOSE

Como resultado final da meiose, o material genético presente no núcleo diplóide foi duplicado uma vez e *dividido duas vezes.* Em conseqüência disso, cada célula tem apenas a metade do número cromossômico do núcleo diplóide original. Porém, mais importantes são as conseqüências genéticas do processo meiótico. Na metáfase I a orientação dos bivalentes ocorre ao acaso, ou seja, os cromossomos derivados de um dos pais são distribuídos aleatoriamente entre os dois novos núcleos. Além disso, devido ao *crossing-over,* cada cromossomo pode conter segmentos derivados de um dos pais. Se a célula diplóide original possuía dois pares de cromossomos homólogos ($n = 2$), existem quatro maneiras possíveis nas quais eles poderiam dispor-se. Se $n = 3$ existem oito possibilidades. Se $n = 4$, são, então, 16 distribuições possíveis. A fórmula geral é 2^n. Nos seres humanos, com $n = 23$, existem 2^{23} combinações possíveis, ou seja, 8.388.608 possibilidades. Muitos organismos possuem números cromossômicos muito maiores que o homem.

Quanto maior o número cromossômico, menor é a chance de reconstituição do mesmo conjunto presente no núcleo diplóide original. Além disso, a existência de, no mínimo, um quiasma por bivalente torna quase impossível que qualquer célula produzida por meiose possa ser geneticamente igual àquelas que se fundiram para originar a linhagem diplóide que sofreu meiose.

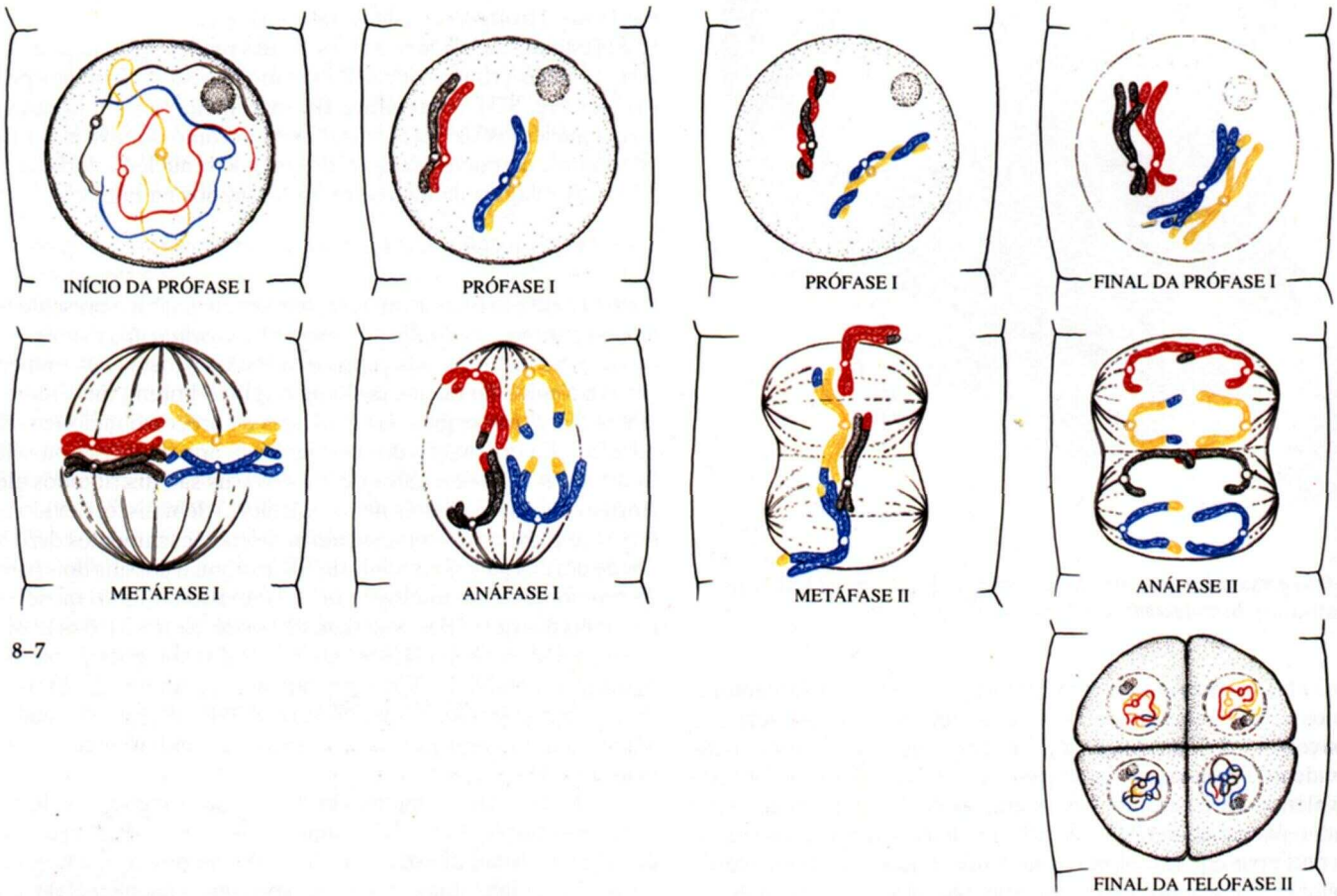
A meiose difere da mitose em três aspectos fundamentais (Fig. 8.8):

1. Embora o material genético tenha sido replicado apenas uma vez durante a intérfase que precede a prófase I da meiose, existem duas divisões nucleares, produzindo um total de quatro núcleos.
2. Cada um dos quatro núcleos produzidos na meiose é haplóide, contendo somente a metade do número de cromossomos presente no núcleo original haplóide a partir do qual foi produzido.
3. Os núcleos produzidos por meiose contêm combinações cromossômicas inteiramente novas.

Na meiose são produzidos núcleos *diferentes* do núcleo original, contrastando com a mitose, onde o complemento cromossômico é *idêntico* ao do núcleo original. As conseqüências genéticas e evolucionárias do comportamento cromossômico no decorrer da meiose são profundas. Devido à meiose e à singamia, as populações de organismos diplóides que ocorrem na natureza estão longe da uniformidade. Ao contrário, consistem em indivíduos que diferem uns dos outros em muitas características.

Como as Características São Herdadas?

A Fig. 8.9 mostra o gráfico da distribuição do tamanho das espigas em uma população de determinada variedade de milho. Uma curva com forma semelhante poderia também representar o peso



8–7

8.7
A meiose em uma representação esquemática com dois pares de cromossomos. Não foram ilustrados todos os estágios.
Prófase I: *Os cromossomos tornam-se visíveis na forma de filamentos alongados; cromossomos homólogos pareiam, enrolam-se uns aos outros e os cromossomos pareados encurtam visivelmente.*
Metáfase I: *Os pares de cromossomos posicionam-se na placa metafásica, com seus centrômeros distribuídos paralelamente em ambos os lados do plano equatorial do fuso.*
Anáfase I: *Os pares cromossômicos separam-se, movendo-se para pólos opostos.*
A segunda divisão meiótica é, em linhas gerais, semelhante a uma mitose normal.
Metáfase II: *Os cromossomos ordenam-se com seus centrômeros no plano equatorial.*
Anáfase II: *Os centrômeros dividem-se e as cromátides separam-se, dirigindo-se para pólos opostos.*
Telófase II: *Os cromossomos completaram a migração. Quatro novos núcleos foram formados, cada um com o número haplóide de cromossomos. Na página ao lado, a meiose no cereal* Agropyron cristatum, *n = 7.*

de um sortimento de uma variedade de feijões* ou a altura de árvores de carvalho. Fatores ambientais, como chuva em um campo de trigo, podem afetar as medidas envolvidas na preparação de um gráfico deste tipo, mas eles raramente afetam a formato da curva.

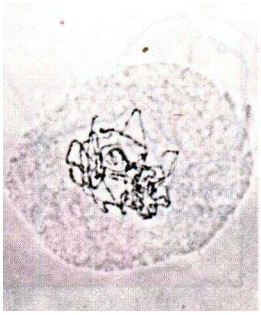
Uma curva com forma de sino, como a aqui obtida, é considerada uma curva "normal". O padrão de variação é tido como *contínuo*. O formato regular e simétrico da curva indica que as populações não podem ser divididas em uma série de formas perfeitamente contrastantes. A altura humana segue um padrão similar de herança. Muito da variação que é vista na natureza é exatamente deste tipo, e os primeiros estudiosos que tentaram entender como as características de plantas e animais são herdadas ficaram frustrados com esta variação. Em plantas, as características mais importantes para o ramo agrícola — dimensões, peso e altura — exibem variação contínua. Sabe-se hoje que tais padrões são produzidos pela interação de muitos genes e que tais padrões podem ser analisados, pelo menos a princípio, através de uma determinação da função singular destes genes.

GENÉTICA MENDELIANA

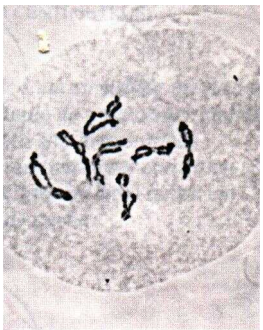
O ramo da genética que lida com caracteres relativamente bem definidos, bem como com sua hereditariedade, é geralmente denominado genética mendeliana, em reconhecimento ao trabalho de Gregor Mendel. Mendel efetuou seus estudos entre 1856 e 1863 no mosteiro de St. Thomas na cidade de Brünn, naquela época pertencente à Áustria. Devido a mudanças nas fronteiras,

*N. T.: O autor refere-se a "*pinto beans*", uma variedade de vagens com sementes cobertas de manchas que é cultivada no sudoeste americano.

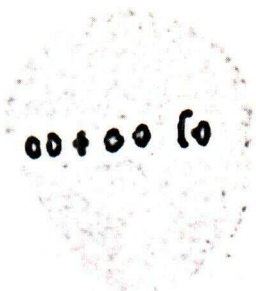
Início da Prófase I: Cromossomos com aparência de filamentos; cada qual possui dois fios e é composto de duas cromátides idênticas.



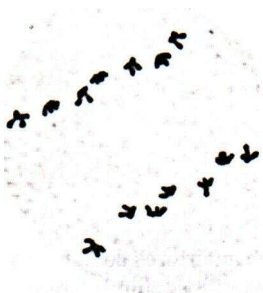
Prófase I: Pareamento dos cromossomos homólogos. Esta etapa é crucial para diferenciar a meiose da mitose. Os quiasmas são visíveis.



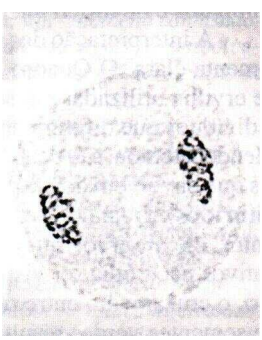
Metáfase I: Os cromossomos bivalentes estão agora alinhados no plano equatorial da célula, com seu centrômeros claramente distribuídos em ambos os lados do plano equatorial.



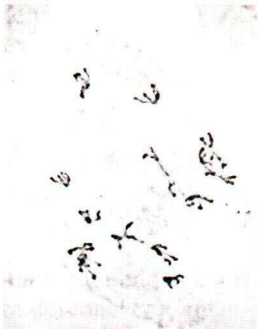
Anáfase I: Os cromossomos homólogos separaram-se e estão dirigindo-se para pólos opostos da célula.



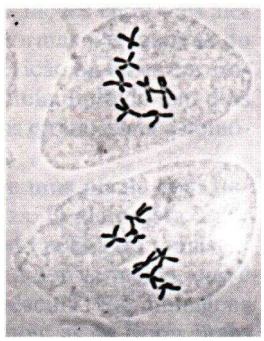
Final da Telófase I: Os cromossomos estão reagrupados em cada um dos pólos enquanto a célula se divide para formar duas células.



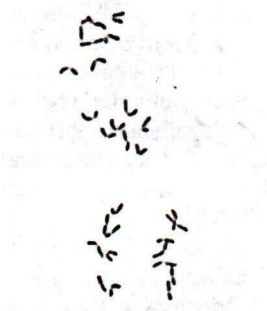
Prófase II: Os cromossomos tornam-se novamente visíveis. Cada um consiste ainda em duas cromátides que, devido ao *crossing-over*, não são mais idênticas.



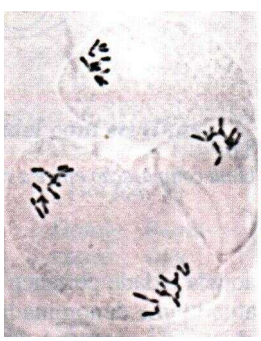
Metáfase II: Os cromossomos estão alinhados com seus centrômeros no plano equatorial da célula.



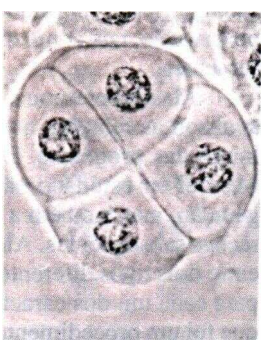
Anáfase II: O centrômero de cada cromossomo dividiu-se e as cromátides — agora cromossomos — dirigem-se para pólos opostos.

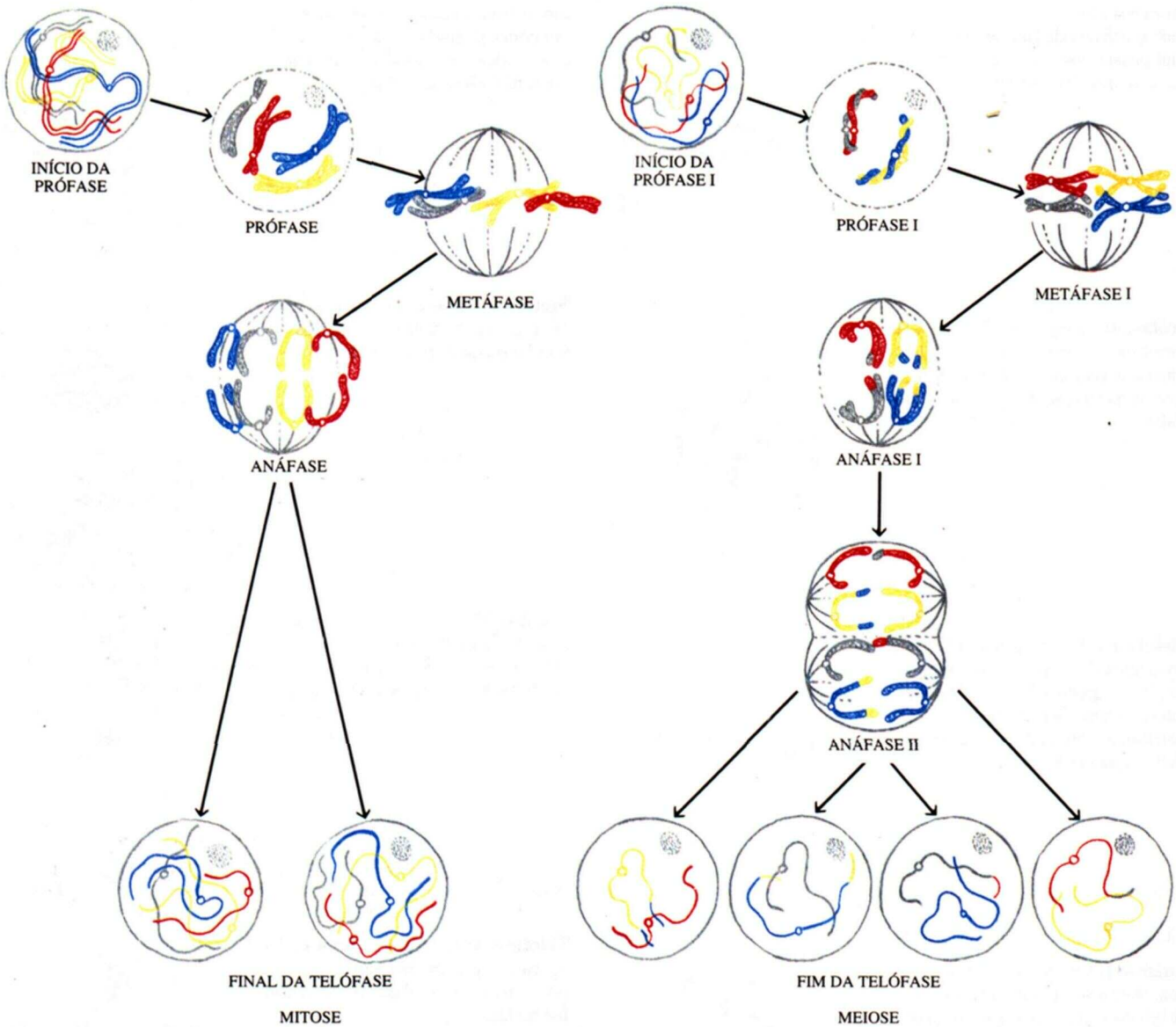


Telófase II: Os cromossomos estão agora completamente separados e novas paredes celulares estão sendo formadas.



Tétrade: Novas membranas plasmáticas e paredes celulares formaram-se, assim que a citocinese foi completada. As quatro células haplóides deverão diferenciar-se em grãos de pólen.



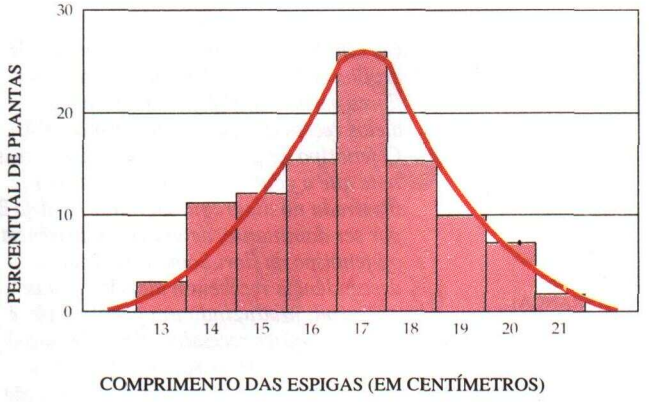


8.8
Uma comparação entre a mitose e a meiose.

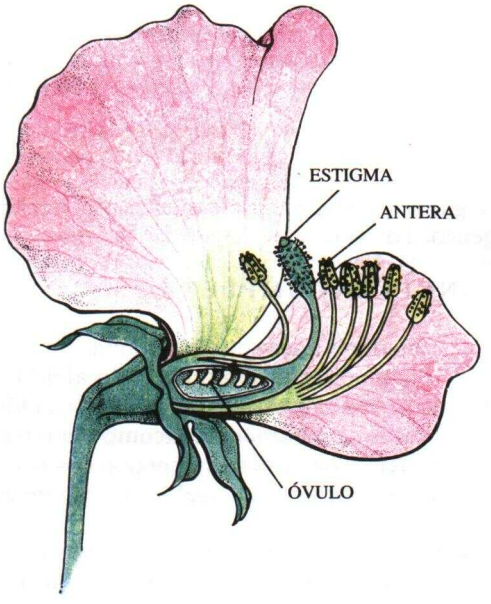
aquela cidade pertence atualmente à República Tcheca, sendo atualmente denominada Brno. Mendel escolheu seu principal objeto experimental, a ervilha (*Pisum sativum*), muito cuidadosamente, concentrando-se em caracteres qualitativos de fácil observação, tais como diferenças na cor da flor e no formato das sementes.

Mendel efetuou numerosos cruzamentos experimentais e analisou as relações numéricas da expressão dos caracteres ao longo das progênies. Extremamente importante foi o fato de Mendel ter estudado não somente a descendência da primeira geração, mas também a descendência e os cruzamentos das gerações subseqüentes. Além disso, antes de fazer um cruzamento entre dois tipos diferentes de ervilha, ele obteve linhagens puras para cada um dos caracteres nos quais ele estava interessado, o que foi um procedimento simples, uma vez que autopolinização ocorre automaticamente em ervilha (Fig. 8.10). Os pesquisadores anteriores da hereditariedade não usaram caracteres tão bem definidos, nem lidaram com seu material experimental tão cuidadosamente; seus resultados, em conseqüência disto, eram ambíguos e de difícil análise.

A interpretação dos resultados de Mendel foi surpreendentemente clara. O Quadro 8.1 lista vários caracteres das plantas de ervilha utilizadas em seus experimentos. Cruzamentos entre indivíduos que diferem em um único caráter, como aqueles que Mendel efetuou, são denominados **monoíbridos** (enquanto aqueles que envolvem dois caracteres são denominados cruzamentos **diíbridos**). Quando Mendel cruzou plantas com caracteres distintos, ele observou que, em cada caso, um dos caracteres alternativos não podia ser visto na primeira geração (F_1). Por exemplo, o cruzamento entre plantas de sementes amarelas e plantas de sementes verdes resultava em uma progênie apenas com sementes amarelas, exatamente idênticas às do ancestral de semen-



8.9
Distribuição do comprimento das espigas de uma variedade mexicana negra de milho (Zea mays). *Este é um exemplo de uma característica fenotípica que é determinada pela interação de um determinado número de genes. Tais características mostram variações contínuas que, quando expressadas graficamente, resultam em uma curva em forma de sino com o valor médio no centro da curva.*



8.10
Em uma flor, o pólen se desenvolve nas anteras e as oosferas, nos óvulos. A polinização ocorre quando os grãos de pólen, em contato com o estigma, germinam e crescem até o óvulo, onde a fertilização ocorre. Na maioria das espécies, este processo envolve o polén de uma planta chegando ao estigma de outra planta, um fenômeno conhecido como polinização cruzada. O óvulo fertilizado, ou zigoto, desenvolve-se em um embrião dentro do óvulo, diferenciando-se até a formação de uma semente.

Na flor da ervilha, o estigma e as anteras são completamente envoltos pelas pétalas. Ao contrário das flores de muitas espécies, as flores da ervilha não se abrem completamente até ter ocorrido a fertilização, ocorrendo, assim, usualmente autopolinização. Em seus cruzamentos experimentais, Mendel abriu os botões antes da maturação e removeu as anteras com uma pinça. A seguir ele polinizou a flor artificialmente espalhando sobre o estigma o pólen coletado de outra variedade com a(s) característica(s) na(s) qual(is) ele estava interessado.

Neste desenho, várias pétalas e anteras foram removidas e o ovário foi cortado a fim de mostrar os óvulos.

tes amarelas. Mendel denominou o caráter sementes amarelas, tal como outros caracteres que predominavam na geração F_1, de **dominante**. Ele chamou as características que não apareceram na primeira geração de **recessivas**. Quando as plantas de geração F_1 sofriam autopolinização, as características recessivas reapareciam na geração F_2 na proporção de aproximadamente 3 dominantes para 1 recessivo (Quadro 8.1). Portanto, as características ainda estavam presentes na geração F_1, embora estivessem encobertas.

Esses resultados podem ser facilmente entendidos em termos de meiose, um fenômeno que era desconhecido quando Mendel efetuou seus estudos. As características dos organismos diplóides são determinadas pelas interações entre seus alelos. Um **alelo** é uma de duas ou mais formas alternativas do mesmo gene. Alelos ocupam a mesma posição ou **locus** em cromossomos homólogos. Por isso, cada célula diplóide tem dois alelos para cada gene, um em cada um dos cromossomos homólogos.

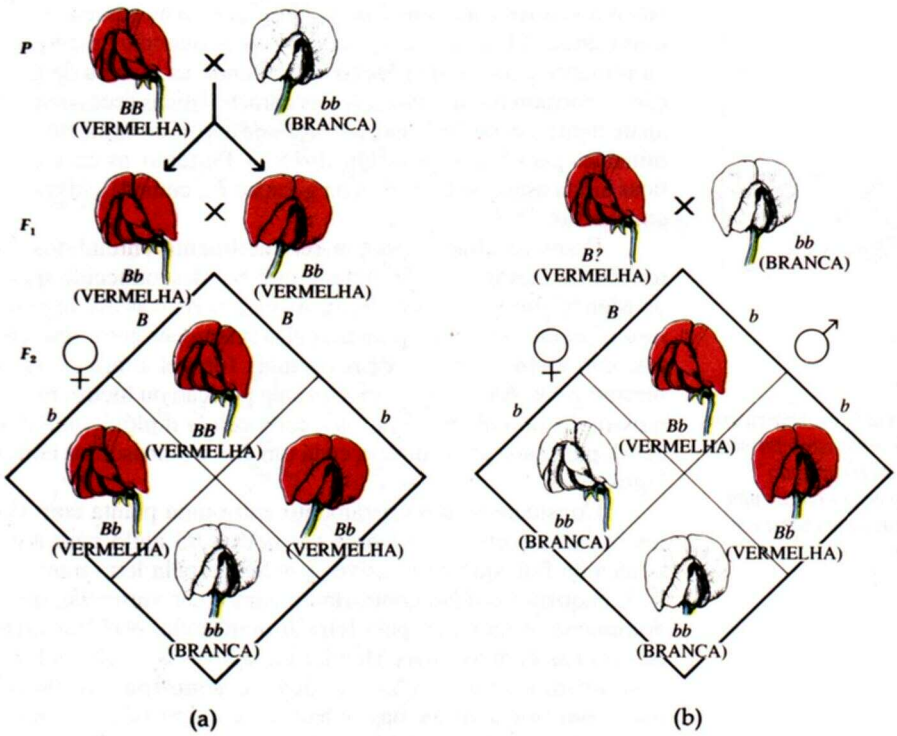
Considere-se um cruzamento entre uma planta com flores brancas e uma com flores vermelhas. O alelo para a cor branca da flor, que é recessivo, é indicado pela letra minúscula *b*, enquanto o alelo contrastante para a cor vermelha, que é dominante, é indicado pela letra *B* maiúscula. Nas linhagens de ervilhas com as quais Mendel trabalhou, as de flores brancas tinham a constituição genética, ou **genótipo**, *bb*. Indivíduos com flores vermelhas tinham o genótipo *BB*. Indivíduos como estes, com dois alelos idênticos para um determinado *locus*, são denominados homozigotos. Quando plantas com estas características contrastantes são cruzadas, cada indivíduo da geração F_1 recebe um alelo *B* do ancestral de flor vermelha e um alelo *b* do ancestral de flor branca, possuindo conseqüentemente o genótipo *Bb*. Tal indivíduo é **heterozigoto** para o gene da cor floral.

No decorrer da meiose, um indivíduo heterozigoto deverá formar dois tipos de gametas *B* e *b*, que estarão presentes em proporções iguais. Como indicado na Fig. 8.11(a), os gametas *B* e *b*, derivados respectivamente dos dois ancestrais, recombina-

Quadro 8.1 ***Experiências de Mendel com ervilhas***

			Geração F_2	
Característica	Dominante	Recessiva	Dominante	Recessiva
Superfície da semente (7)	Lisa	Enrugada	5474	1850
Cor da semente (1)	Amarela	Verde	6022	2001
Posição da flor (4)	Axilar	Terminal	621	207
Cor da flor (1)	Vermelha	Branca	705	224
Forma da vagem (4)	Intumescida	Constrita	882	299
Cor da vagem (5)	Verde	Amarela	428	152
Comprimento do caule (4)	Alto	Baixo	787	277

O número ao lado do nome do caráter indica o cromossomo no qual o gene para aquela característica particular está localizado (ver discussão adiante).



8.11
(a) *Um cruzamento entre uma planta de ervilha com dois alelos dominantes para flores vermelhas* (BB) *e uma com dois alelos recessivos para flores brancas* (bb). *O fenótipo da progênie* F_1 *é vermelho, mas note que o genótipo é* Bb. *A geração* F_2 *é mostrada no diagrama seguinte. O alelo* B, *por ser dominante, determina a aparência ou fenótipo da flor. Somente quando a descendência recebe um alelo* b *de cada ancestral, produzindo um genótipo* bb, *é que um caráter recessivo (flores brancas) se expressa. A proporção dos fenótipos dominantes para os recessivos da geração* F_2 *é portanto de 3 para 1, como esperado. A proporção genotípica é 1 para 2 para 1.* (b) *Um cruzamento-teste entre uma planta de ervilha com flores vermelhas e uma com flores brancas. Embora a planta com flores vermelhas seja fenotipicamente idêntica à planta com genótipo* BB *mostrada em* (a), *o resultado do cruzamento-teste revela que esta é heterozigota* (Bb) *para este gene, uma vez que somente um ancestral com genótipo heterozigoto poderia produzir os genótipos observados na progênie. Neste caso, a proporção genotípica é 1* Bb *para 1* bb.

rão para formar um indivíduo *BB*, um indivíduo *bb* e dois indivíduos *Bb* para cada quatro progênies produzidas. Na média, em termos de aparência ou **fenótipo**, os indivíduos heterozigotos *Bb* terão flores vermelhas, sendo assim indistinguíveis dos indivíduos homozigotos *BB*. O produto do alelo do ancestral com flores vermelhas é suficiente para encobrir o do alelo do ancestral de flores brancas. Esta, então, é a base para a proporção do fenótipo de 3 para 1 que Mendel observou (Quadro 8.1).

Como se pode saber se o genótipo de uma planta com flores vermelhas é *BB* ou *Bb*? Como mostrado na Fig. 8.11(b), pode-se esclarecer esta dúvida através de um cruzamento entre a planta em questão e uma planta de flores brancas, contando-se a progênie do cruzamento. Mendel efetuou exatamente este tipo de experiência, que é conhecida como **cruzamento-teste** — o cruzamento de um indivíduo que mostra em seu fenótipo um caráter dominante com um segundo indivíduo que é homozigoto recessivo para aquele caráter.

O PRINCÍPIO DA SEGREGAÇÃO

O princípio que foi estabelecido por estes experimentos foi o **princípio da segregação**, também conhecido como primeira lei de Mendel. De acordo com este princípio, os caracteres hereditários são determinados por fatores discretos (hoje denominados genes) que aparecem aos pares, onde cada um dos componentes dos pares é herdado de cada um dos pais. Durante a meiose, os pares de fatores são separados ou *segregados*. Em conseqüência disso, cada gameta que é produzido por uma linhagem na maturidade contém um só membro de cada par que o ancestral possui. Esse conceito de fatores discretos explica como uma característica pode persistir de geração para geração sem misturar-se com outras características, podendo desaparecer e reaparecer mais tarde em uma geração posterior. O desenvolvimento do princípio da segregação foi de extrema importância para o entendimento tanto da genética quanto da evolução.

DOMINÂNCIA INCOMPLETA

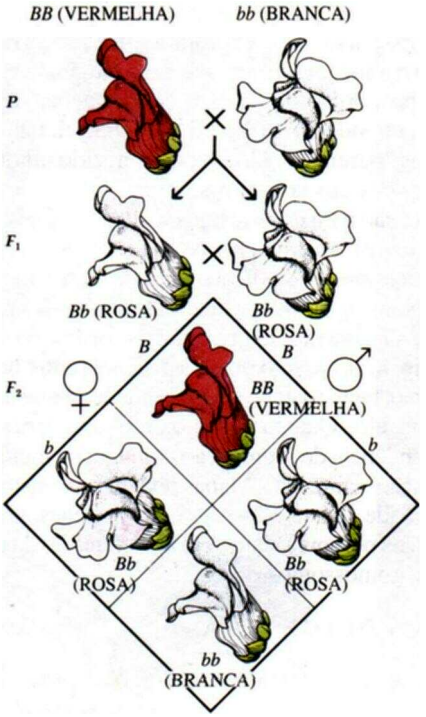
Nos exemplos anteriores a ação do alelo dominante, quando presente, impediu a manifestação do segundo alelo recessivo. Caracteres dominantes e recessivos, entretanto, não são sempre evidentes. Em casos de **dominância incompleta** o fenótipo do heterozigoto é intermediário entre o fenótipo dos pais homozigotos, uma vez que a ação de um alelo não encobre completamente a ação do outro.

Por exemplo, em boca-de-leão, um cruzamento entre uma planta com flores vermelhas e outra com flores brancas produz uma descendência com flores róseas. Quando a geração F_1 é entrecruzada, os caracteres segregam-se novamente, resultando em uma geração F_2 com a proporção de uma planta com flores vermelhas (homozigota) para duas com flores róseas (heterozigotas) para uma com flores brancas (homozigota; Fig. 8.12). Desta maneira, observa-se que a dominância incompleta também obedece ao princípio de segregação de Mendel.

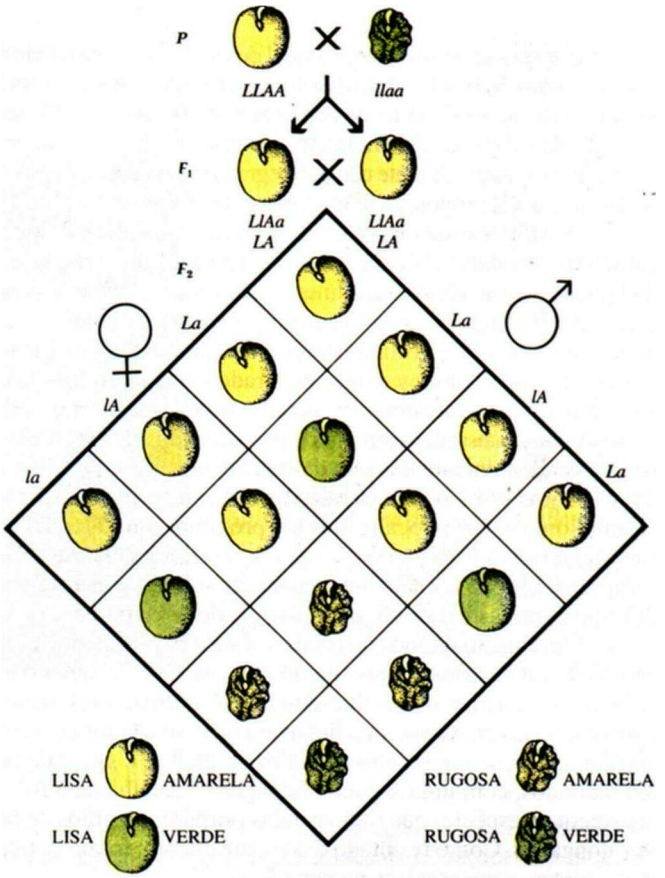
SEGREGAÇÃO INDEPENDENTE

Em padrões de herança envolvendo mais de um gene, observa-se que certas diferenças dependem da localização dos genes em questão, ou seja, se estão próximos em um mesmo cromossomo ou em cromossomos diferentes. Primeiramente deve-se considerar a situação mais simples, na qual os genes estão localizados em cromossomos diferentes, e a seguir o caso mais complicado, em que eles estão no mesmo cromossomo.

Mendel estudou híbridos que envolviam dois pares de caracteres contrastantes, sendo por isso denominados cruzamen-



8.12
Quando uma planta de boca-de-leão com flores vermelhas é cruzada com uma de flores brancas, a progênie resultante possui flores róseas (Bb). *Quando as plantas com flores róseas são cruzadas entre si, os resultados mostram que, embora o gene produza um caráter intermediário no estado heterozigoto, os seus alelos permanecem distintos e se segregam de acordo com a proporção mendeliana 1:2:1 no genótipo e no fenótipo.*



8.13
Segregação independente. Em uma das experiências de Mendel, foram cruzadas ervilhas que apresentavam sementes lisas (LL) *e amarelas* (AA) *com uma planta apresentando ervilhas rugosas* (ll) *e verdes* (aa). *As sementes da geração* F_1 *eram lisas e amarelas. Na geração* F_2, *contudo, como mostra o diagrama, os caracteres recessivos reapareceram. Além disso, eles aparecem em novas combinações. Em um cruzamento como este, envolvendo dois pares de alelos em cromossomos diferentes, a proporção esperada na geração* F_2 *é 9:3:3:1. A proporção genotípica é 1* llaa *para 2* llAa *para 1* llAA *para 2* Llaa *para 4* LlAa *para 2* LlAA *para 1* LLaa *para 2* LLAa *para 1* LLAA.

tos diíbridos. Por exemplo, ele cruzou variedades de ervilha nas quais um ancestral tinha sementes que eram lisas e amarelas, com outro que tinha sementes rugosas e verdes. Como mostra o Quadro 8.1, os alelos para sementes lisas e amarelas são ambos dominantes, enquanto os alelos para sementes rugosas e verdes são recessivos. Todas as plantas da geração F_1 tinham sementes lisas e amarelas. Quando as sementes da geração F_1 foram plantadas, permitiu-se que as flores se autopolinizassem, produzindo 556 plantas na geração F_2. Destas, 315 apresentavam os dois caracteres dominantes em suas sementes, ou seja, lisas e amarelas, havendo 32 que combinavam as características recessivas rugosa e verde. Todas as outras plantas diferiam de quaisquer ancestrais: 101 eram rugosas e amarelas, enquanto 108 eram lisas e verdes. Caracteres com combinações totalmente novas haviam aparecido.

A Fig. 8.13 mostra a base para tais resultados. Em determinado cruzamento, envolvendo dois pares de alelos dominantes e recessivos, cada par de alelos localiza-se em um cromossomo diferente, resultando em uma proporção da distribuição do fenótipo igual a 9:3:3:1. O 9 representa a parte da progênie F_2 que mostra ambos os alelos dominantes, enquanto ambos os números 3 representam as proporções das duas possíveis combinações de alelos dominantes e recessivos, e os indivíduos que apresentam os dois alelos recessivos são representados pelo número 1. No exemplo mostrado, um ancestral carrega os dois alelos dominantes e o outro, os dois recessivos. Suponha que cada ancestral carregasse um alelo dominante e um recessivo. Os resultados seriam os mesmos? Se você está em dúvida, tente fazer um diagrama das possibilidades, como foi feito na Fig. 8.13. Diagramas do tipo apresentado na citada figura são chamados quadros de Punnett; eles receberam este nome devido a seu idealizador, o geneticista inglês Reginald Crundall Punnett. Punett foi um dos cientistas que no início do século 20 redescobriram os estudos de Mendel.

A partir destas experiências, Mendel formulou sua segunda lei, o **princípio da segregação independente**. Essa lei baseia-se no fato de que a herança de um par de fatores para um caráter não depende da herança simultânea de fatores para outros caracteres. Em outras palavras, tais fatores se distribuem independentemente, como se nenhum outro fator estivesse presente. Essa segregação independente resulta diretamente da forma casual pela qual os centrômeros dos bivalentes se alinham em ambos os lados do eixo equatorial na metáfase I.

LIGAÇÃO

Ao realizar seus experimentos, Mendel desconhecia a existência de cromossomos. Sabendo-se que genes estão localizados em cromossomos, pode-se imediatamente perceber que se dois genes diferentes estão localizados relativamente próximos no mesmo par cromossômico, eles geralmente não irão segregar-se independentemente. Neste caso, a proporção 9:3:3:1 não será obtida na geração F_2.

Talvez por sorte ou por ter selecionado cuidadosamente os caracteres estudados, Mendel não se defrontou com o fenômeno da ligação, o qual ele provavelmente não seria capaz de esclarecer. A ervilha tem sete pares de cromossomos, sendo que os sete principais caracteres estudados por Mendel estão em quatro cromossomos diferentes, como mostrado no Quadro 8.1 (Cap. 8). Além disso, os caracteres localizados no mesmo cromossomo estão tão distantes que, com uma única exceção, eles segregam-se independentemente uns dos outros. Os genes para o formato da vagem e para o comprimento do caule, que estão no cromossomo 4, estão localizados tão próximos, que Mendel deveria ter observado os efeitos da ligação na expressão destes dois caracteres. Ele não fez nenhum comentário sobre este cruzamento diíbrido e, por este motivo, ignora-se se ele o fez ou não.

O fenômeno da ligação foi descoberto pelo geneticista inglês William Bateson e seus seguidores em 1905, enquanto estudavam a genética da ervilha-de-cheiro (*Lathyrus odoratus*). Estes cientistas cruzaram uma linhagem recessiva homozigota de ervilhas-de-cheiro que tinham pétalas vermelhas e grãos de pólen redondos, com uma segunda linhagem (semelhante à forma selvagem da espécie) que tinha pétalas purpúreas e grãos de pólen alongados. Como resultado deste cruzamento, foram obtidas as seguintes características na geração F_2:

284	púrpura	alongado
21	púrpura	redondo
21	vermelho	alongado
55	vermelho	redondo

Se os genes para os caracteres da cor da flor e do formato do grão de pólen estivessem no mesmo cromossomo, deveria haver quatro tipos de progênie. Se eles estivessem em dois cromossomos diferentes, a proporção das quatro combinações de caracteres acima deveria ter sido 216:72:72:24, ou 9:3:3:l. Claramente, os genes dos tipos "parentais" teriam permanecido unidos, como se estivessem *ligados* uns aos outros.

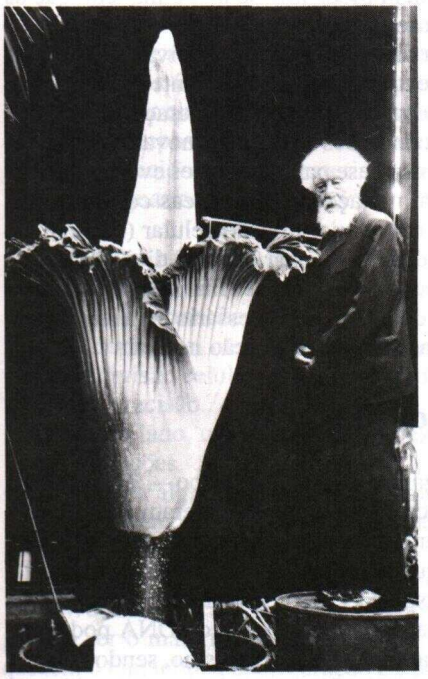
A explicação para estes resultados é que os dois genes estão "ligados" em um cromossomo, mas são às vezes trocados entre cromossomos homólogos durante o *crossing-over*. Hoje se sabe que o *crossing-over* — a quebra e reunião de cromossomos que resulta no surgimento de quiasmas — ocorre na prófase I da meiose (ver Fig. 8.7). Quanto maior a distância entre dois genes de um cromossomo, tanto maior é a possibilidade de que um *crossing-over* ocorra entre eles. Quanto mais próximos dois genes estão, tanto maior será a tendência de segregação conjunta na meiose e, assim, maior é a "ligação" entre eles. Mapas podem ser construídos, baseados na quantidade de *crossing-over* entre os genes, sendo que tais **mapas genéticos** proporcionam uma aproximação da posição real dos genes nos cromossomos.

HERANÇA POLIGÊNICA

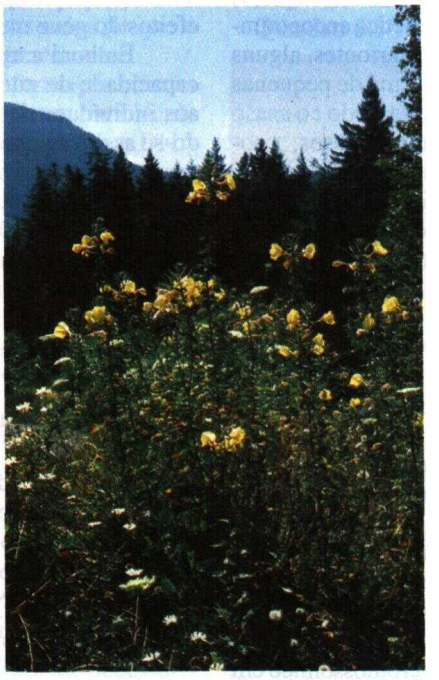
A primeira experiência que ilustrou como os genes podem interagir para produzir um padrão contínuo de variação em plantas (neste caso, do trigo) foi levada a cabo pelo cientista sueco H. Nilson-Ehle. O Quadro 8.2 mostra os efeitos fenotípicos de várias combinações de dois genes, cada qual com dois alelos, os quais atuam conjuntamente no controle da intensidade da cor dos grãos de trigo. Através deste estudo e de outros similares, começa-se a compreender quantos genes podem interagir para produzir um complexo de caracteres em plantas e animais. Os princípios desenvolvidos inicialmente por Mendel há mais de um século podem, assim, ser aplicados em uma análise dos tipos de caracteres que haviam intrigado os primeiros estudiosos da hereditariedade.

Quadro 8.2 ***O controle genético da cor em grãos de trigo***

Pais	$V_1V_1V_2V_2$ (Vermelho escuro) × $v_1v_1v_2v_2$ (Branco)			
F_1	$V_1v_1V_2v_2$ (Vermelho médio)			
F_2	**Genótipo**		**Fenótipo**	
1	$V_1V_1V_2V_2$		Vermelho escuro	15 vermelhos para 1 branco
2 } 4	$V_1V_1V_2v_2$		Vermelho escuro médio	
2	$V_1v_1V_2V_2$		Vermelho escuro médio	
4 } 6	$V_1v_1V_2v_2$		Vermelho médio	
1	$V_1V_1v_2v_2$		Vermelho médio	
1	$v_1v_1V_2V_2$		Vermelho médio	
2 } 4	$V_1v_1v_2v_2$		Vermelho claro	
2	$v_1v_1V_2v_2$		Vermelho claro	
1	$v_1v_1v_2v_2$		Branco	



(a)



(b)

8.14
(a) *Hugo de Vries ao lado de um* Amorphophallus titanum, *um membro da família dos copos-de-leite. A planta, nativa das selvas de Sumatra, tem uma das maiores inflorescências das angiospermas. Essa foto foi feita no viveiro de plantas do Colégio de Agronomia em Wageningen, na Holanda, em 1932.* (b) Oenothera glazioviana, *a enótera. De Vries reportou mutações observadas neste organismo.*

Mutações

Os estudos em segregação independente, descritos anteriormente, dependem da existência de diferenças entre os alelos de um gene. Como surgem tais diferenças? A primeira resposta a esta questão foi dada pelo cientista holandês Hugo de Vries (Fig. 8.14).

A ORIGEM DO CONCEITO DE MUTAÇÃO

Em 1901, de Vries estudou a herança de caracteres em um tipo de enótera (*Oenothera glazioviana*) que era abundantemente naturalizada nas dunas das praias holandesas. Nesta planta, ele descobriu que, embora os padrões de hereditariedade fossem geralmente bem ordenados e previsíveis, uma característica que não havia sido observada em nenhuma linhagem parental ocasionalmente aparecia. De Vries sugeriu a hipótese de que tais novos caracteres eram a expressão fenotípica de uma mudança em determinado gene. Além disso, de acordo com sua hipótese, o gene modificado poderia então ser transmitido hereditariamente, tal como os outros genes o eram. De Vries denominou esta mudança hereditária, em um dos alelos de um gene, de **mutação** e o organismo portador como *mutante*.

Ironicamente, sabe-se hoje que apenas duas das cerca de 2.000 alterações observadas na enótera estudada por De Vries deviam-se a verdadeiras mutações. Todas as outras alterações eram devidas a novas combinações genéticas ou à presença de cromossomos supranumerários* e não a alterações abruptas em determinado gene.

*N.T.: A presença de cromossomos supranumerários também é um tipo de mutação, uma vez que resulta em modificações no genoma do organismo. Trata-se, neste caso, de uma mutação cromossômica numérica.

TIPOS DE MUTAÇÃO

Hoje se sabe que qualquer modificação na mensagem genética de um organismo pode ser chamada de mutação. Tais modificações podem envolver alterações na seqüência codificante ou na forma em que a mensagem genética é organizada.

Mutações de Ponto

Mutações de ponto envolvem apenas um ou alguns poucos nucleotídeos. Podem surgir a partir de danos químicos ou físicos ao DNA. **Agentes mutagênicos** como radiação ionizante, radiação ultravioleta, bem como vários tipos de produtos químicos, geralmente provocam mutações de ponto. Em seres humanos e outros animais, é desta forma que freqüentemente o câncer se inicia. Mutações de ponto podem também surgir devido a uma freqüência muito baixa de erro no pareamento durante a replicação de DNA.

Deleções

Pequenas porções de certos cromossomos podem ser deletadas como conseqüência, por exemplo, de exposição a raios X. Isso usualmente resulta em uma mudança nas características do organismo. Várias deleções ocorrem na natureza aparentemente como conseqüência de *crossing-over* entre partes diferentes do mesmo cromossomo, em locais onde a duplicação ocorre.

Efeitos de Transposição

Genes não precisam necessariamente ocorrer em uma posição fixa nos cromossomos, podendo mover-se para outros locais. Em bactérias, os **plasmídeos** — pequenas moléculas circulares de DNA separadas do cromossomo principal — podem introduzir-se no cromossomo principal em porções onde ambos têm uma seqüência de bases em comum (as conseqüências de tal proces-

so na evolução de bactérias e vírus são discutidas no Cap. 11, enquanto as conseqüências para a engenharia genética encontram-se no Cap. 25). Tanto em bactérias como em eucariontes, alguns genes podem mover-se nos cromossomos na forma de pequenas unidades móveis denominadas **transposons**, migrando ao acaso de um local para outro do cromossomo. Em alguns casos, a posição modificada dos elementos de transposição envolvidos pode interferir na estrutura dos genes vizinhos, ocasionando mutações. A proximidade de genes a porções heterocromáticas ou outras regiões que controlam a expressão gênica pode, semelhantemente, contribuir para tais efeitos.

Inversões e Translocações

No decurso da evolução de determinados grupos de organismos, um segmento cromossômico pode quebrar-se e a seguir reintegrar-se ao cromossomo com a seqüência de genes orientada na direção oposta à original. Tal mudança na seqüência cromossômica é denominada inversão. Outro tipo de mudança que é freqüente em certos grupos de plantas envolve a quebra de um segmento de um determinado cromossomo e a anexação deste segmento a um outro cromossomo. Tal mudança de posição é denominada translocação, ocorrendo freqüentemente translocações recíprocas. No caso de uma inversão ou translocação, os genes no segmento cromossômico em questão podem expressar-se diferencialmente em um novo ambiente, resultando assim em uma mutação. Os padrões potenciais de recombinação são também alterados por tais mudanças, com conseqüências importantes para as plantas envolvidas.

Mudanças no Número Cromossômico

Efeitos semelhantes a mutações podem também estar associados a mudanças no número cromossômico, que podem ocorrer espontaneamente e até com certa freqüência, sendo porém em geral eliminadas imediatamente. Sob certas circunstâncias pode ocorrer que cromossomos inteiros sejam adicionados ou subtraídos do número básico, ou ainda, que complementos cromossômicos inteiros sejam adicionados, resultando no fenômeno da poliploidia ou duplicação do número cromossômico de um organismo. Discutiremos a importância evolucionária da poliploidia em plantas no Cap. 9. Em qualquer dos casos citados, podem ocorrer alterações no fenótipo.

OS EFEITOS EVOLUCIONÁRIOS DAS MUTAÇÕES

Quando uma mutação ocorre em um organismo predominantemente haplóide, como o fungo *Neurospora* ou em uma bactéria, o fenótipo associado a esta mutação é imediatamente exposto ao ambiente. Se a mutação for favorável, haverá uma tendência de aumento da população de mutantes, como resultado da seleção natural; se desfavorável, como normalmente é o caso, o mutante é rapidamente eliminado da população. Outras mutações podem ser descritas mais como neutras, podendo casualmente persistir, sendo porém mais comumente desfavoráveis ou favoráveis ao organismo no qual ocorrem. Em um organismo diplóide, a situação é diferente. Cada cromossomo e cada gene está presente em duplicidade e uma mutação em um dos homólogos, mesmo que pudesse ser desfavorável em dose dupla, pode ter muito menos efeito ou até ser vantajosa quando presente uma única vez. Por esta razão, tal mutação pode permanecer na população. O gene mutante pode eventualmente alterar sua função, ou as forças seletivas da população podem modificar-se de tal maneira que os efeitos do gene mutante se tornem vantajosos.

Embora a maioria das mutações seja nociva (deletéria), a capacidade de mutar é extremamente importante, pois permite aos indivíduos de uma espécie que sofram mutações, adaptando-se assim a possíveis condições ambientais novas. Assim sendo, as mutações fornecem a base para inovações evolucionárias. Em eucariontes ocorrem mutações espontâneas com uma freqüência de 5×10^{-6} por *locus* por divisão celular (ou seja, um gene mutante em um dado *locus* a cada 200.000 divisões celulares). Essa ocorrência, juntamente com a recombinação, providencia variação abundante, do tipo que é necessário para resultar em inovações evolucionárias através de seleção natural.

A Determinação do Fenótipo

A aparência de cada organismo — seu fenótipo — é o resultado de vários complexos processos bioquímicos interatuantes. Alguns destes processos ocorrem durante o desenvolvimento de determinado organismo, enquanto outros continuam em vários estágios de sua vida. No caso específico de plantas, tais interações nunca cessam. Mudanças simples ao nível de DNA podem ter efeitos sobre a aparência final de um organismo, sendo complexas e largamente imprevisíveis. Quando a ciência da genética era relativamente nova, os genes eram descritos em termos de seus efeitos fenotípicos óbvios, como por exemplo pétalas purpúreas, pilosidade etc. Eventualmente se descobriu que um único gene poderia controlar verdadeiros complexos de caracteres, um fenômeno conhecido como **pleiotropia**, enquanto o caso de mais caracteres controlados pelos efeitos combinados de vários genes é denominado **epistasia**. Em interações epistásicas um gene modifica a expressão fenotípica de outro gene não alélico. Na verdade, nenhum gene atua sempre isoladamente, seus efeitos são freqüentemente modificados pelo ambiente celular interno, que é o produto final da interação de milhares de genes.

Muito progresso já houve no entendimento do mecanismo da hereditariedade e nas formas pelas quais as características dos organismos são produzidas. Muito mais permanece porém para ser aprendido, sendo esta linha de pesquisas de importância central para a ciência da botânica no futuro.

A Base Molecular da Herança

Ao final do século 19 os biólogos já sabiam que a hereditariedade está associada ao núcleo das células e, em particular, aos cromossomos. Não foi antes do início dos anos 50, porém, que o DNA foi amplamente aceito como sendo a substância da qual os genes são compostos. Até então muitos biólogos acreditavam que somente proteínas tinham a capacidade de carregar a informação genética necessária.

Dizem que o século 20 será lembrado como o período da história no qual os seres humanos viajaram pela primeira vez à lua; outros, porém, prevêem que será mais conhecido como a época em que se descobriu a natureza do DNA e, por conseguinte, começou-se a decifrar os segredos da hereditariedade.

A Natureza do DNA

Em 1951 o geneticista americano James D. Watson foi à Inglaterra, onde iniciou trabalho conjunto com Francis Crick do La-

boratório de Cavendish, em Cambridge. Watson e Crick pertenciam ao grupo de cientistas que estavam convencidos de que o DNA, e não a proteína, constituía o material genético.

Watson e Crick tinham dois tipos de informação com as quais trabalhar quando resolveram esclarecer como a molécula de DNA é composta. Primeiro, eles sabiam que para que o DNA fosse reconhecido como o material genético, deveria satisfazer no mínimo quatro pré-requisitos:

1. Deve levar a informação de célula para célula e de geração para geração. Além disso, deve carregar uma grande quantidade de informações.
2. Deve copiar a si mesmo, como os cromossomos o fazem antes da divisão celular, e, acima de tudo, deve replicar-se com grande precisão.
3. Por outro lado, um gene deve, às vezes, modificar-se ou sofrer mutações.
4. Deve haver algum mecanismo de leitura da informação armazenada, bem como de tradução da mesma, em ação no organismo vivo.

Watson e Crick estavam cientes de que a molécula de DNA poderia ser o material genético apenas se pudesse ser provado que tem o tamanho, a configuração e a complexidade necessários para codificar a enorme quantidade de informações necessárias aos organismos vivos, além de fornecer cópias exatas deste código.

O segundo tipo de informação que Watson e Crick usaram veio de estudos bioquímicos prévios da molécula de DNA. Entre estes dados estavam os seguintes:

1. A molécula é muito grande, sendo também comprida e delgada.
2. Os três componentes (uma base nitrogenada, um açúcar e um fosfato) estão dispostos em nucleotídeos, como mostrado na Fig. 3.20 do Cap. 3.
3. De acordo com estudos por difração de raios X efetuados por Rosalind Franklin e Maurice Wilkins, no King's College de Londres, a longa molécula de DNA é composta de unidades regularmente repetitivas que parecem estar dispostas em uma espiral ou, mais precisamente, em uma hélice.
4. Os dados mostrados no Quadro 8.3 indicam que a proporção entre os nucleotídeos adenina e timina é de 1 para 1, ocorrendo a mesma proporção de guanina para citosina.

Watson e Crick não desenvolveram experiências no sentido usual da palavra, mas coletaram todas as informações até então conhecidas a respeito do DNA, reunindo-as ordenadamente. Trabalharam com os dados acumulados, com medições em fotos de difração de raios X de Franklin e Wilkins e com um modelo montado com pedaços de estanho e construído de modo que representasse os dados físicos e químicos sobre o DNA (Fig. 8.15a).

A DUPLA HÉLICE

Ao reunir os vários dados disponíveis, Watson e Crick foram capazes de deduzir que o DNA não possuía uma hélice simples, como é o caso de várias proteínas, mas sim uma hélice dupla retorcida. Imagine o corrimão de uma escada em espiral, o qual forma uma hélice simples. Se uma escada de corda for retorcida na curvatura de uma hélice, mantendo os degraus perpendiculares, formaria um tosco modelo da dupla hélice.

Quadro 8.3 *Composição do DNA em várias espécies**

Fonte	Purinas		Pirimidinas	
	Adenina	Guanina	Citosina	Timina
Homem	30,4	19,6	19,9	30,1
Boi	29,0	21,2	21,2	28,7
Esperma de salmão	29,7	20,8	20,4	29,1
Grão de trigo	28,1	21,8	22,7	27,4
Escherichia coli	24,7	26,0	25,7	23,6
Fígado de carneiro	29,3	20,7	20,8	29,2

* Em moles por 100 átomos-grama por cento; segundo Chargaff, Erwin, *Essays on Nucleic Acids*, 1963.

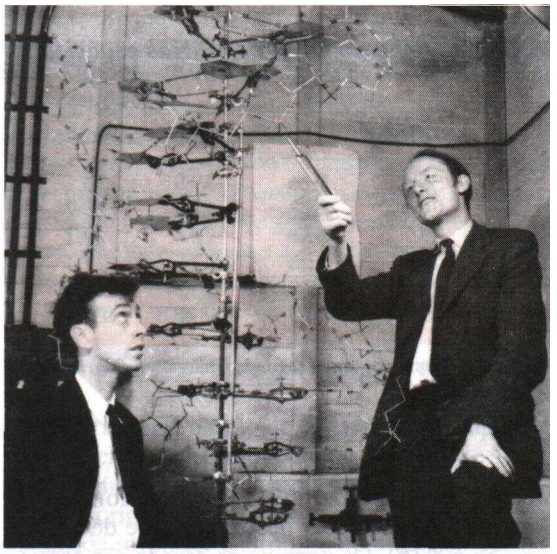
Na molécula de DNA, os dois lados são compostos de moléculas alternantes do açúcar desoxirribose e de grupos fosfato (Figs. 8.15b e 8.16). Os degraus da escada são formados por bases nitrogenadas — adenina (A), timina (T), guanina (G) e citosina (C) — uma base para cada grupo açúcar-fosfato, com duas bases formando cada degrau. As bases pareadas — ou degraus da escada — permanecem unidas por pontes de hidrogênio, compondo-se sempre da combinação purina-pirimidina (Fig. 8.16). Por esta razão, a proporção de purinas e pirimidinas na molécula de DNA é sempre de 1 para 1.

Watson e Crick perceberam que os nucleotídeos ao longo de cada filamento da dupla hélice podiam estar dispostos em diversas ordens, como ATGCGTACATT e assim por diante. Uma vez que uma molécula de DNA pode ter um comprimento de vários milhares de pares de bases, uma imensa variedade de arranjos é possível. O número de bases pareadas varia de cerca de 5.000 para o vírus mais simples, até uma estimativa de 5.000.000.000 (cinco bilhões) nos 46 cromossomos humanos. Em uma única célula humana, o DNA — que quando descondensado em um único fio teria um comprimento aproximado de 1,5 metro — contém uma quantidade de informação igual a 600.000 páginas escritas, cada uma com 500 palavras, o equivalente a uma biblioteca de 1.000 livros. Em poucas palavras: a molécula de DNA realmente tem a capacidade de armazenar a informação genética.

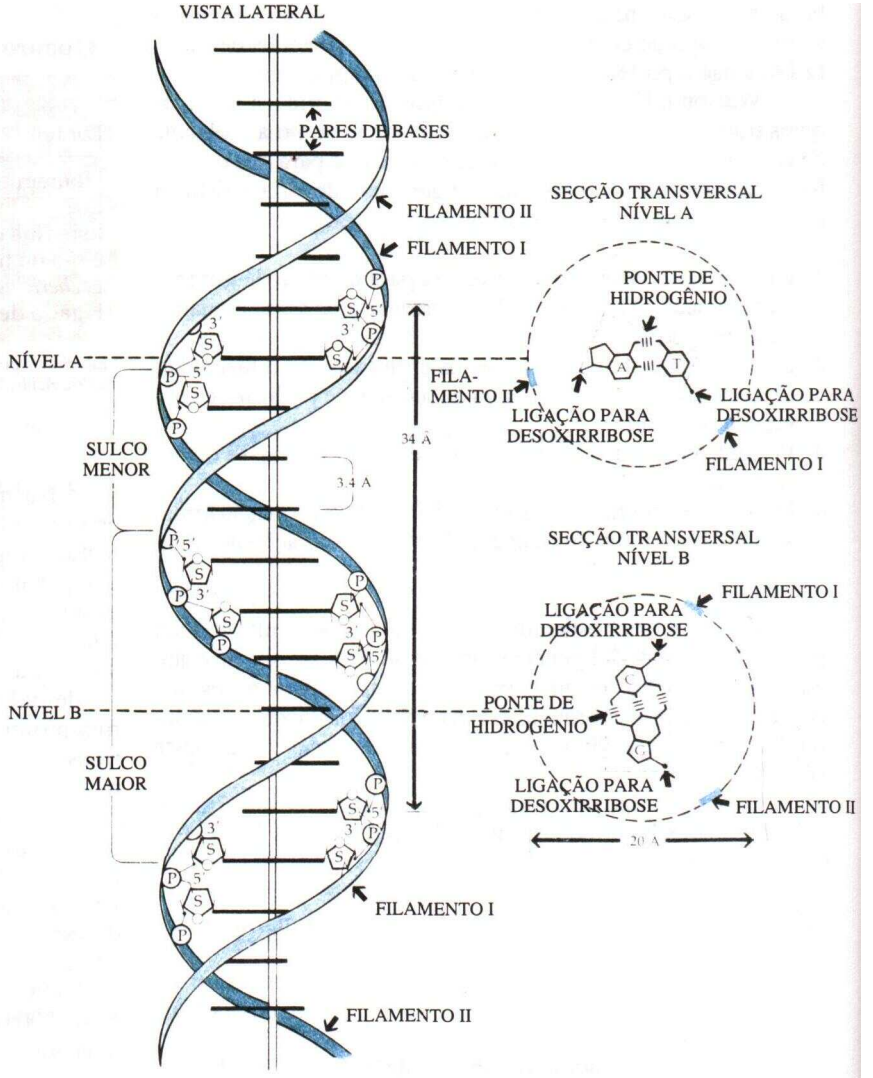
A MOLÉCULA QUE COPIA A SI MESMA

A descoberta mais excitante surgiu quando Watson e Crick resolveram construir o filamento complementar de DNA. Ao fazer isso, eles encontraram uma restrição importante e interessante: não apenas as purinas não podiam parear com outras purinas, como também as pirimidinas não podiam parear entre si, podendo ocorrer pareamento apenas entre adenina-timina e guanina-citosina. Somente estas duas combinações de bases nitrogenadas formam as pontes de hidrogênio exatamente correspondentes, uma vez que a adenina forma duas pontes com timina e a guanina forma três pontes com a citosina.

Agora observe novamente o Quadro 8.3. O modelo de Watson e Crick explica a composição de bases do DNA de uma maneira lógica e simples. Talvez a propriedade mais importante do modelo é mostrar que os dois filamentos são *complementares*, ou seja, cada filamento contém uma seqüência de bases que é complementar à seqüência de bases do outro filamento. Quando a molécula de DNA se reproduz, ela simplesmente se abre ao



(a)



(b)

8.15
(a) *Watson (à esquerda) e Crick com seu modelo de DNA em estanho.* (b) *Uma representação do conceito de Watson e Crick sobre a molécula de DNA. À esquerda a molécula é desenhada em vista lateral com o eixo indicado pela linha dupla vertical no centro. A molécula consiste em duas cadeias de polinucleotídeos enroladas juntas para formar uma dupla hélice com diâmetro de 2 nanômetros (20 angstroms). A molécula espirala-se para a direita.*

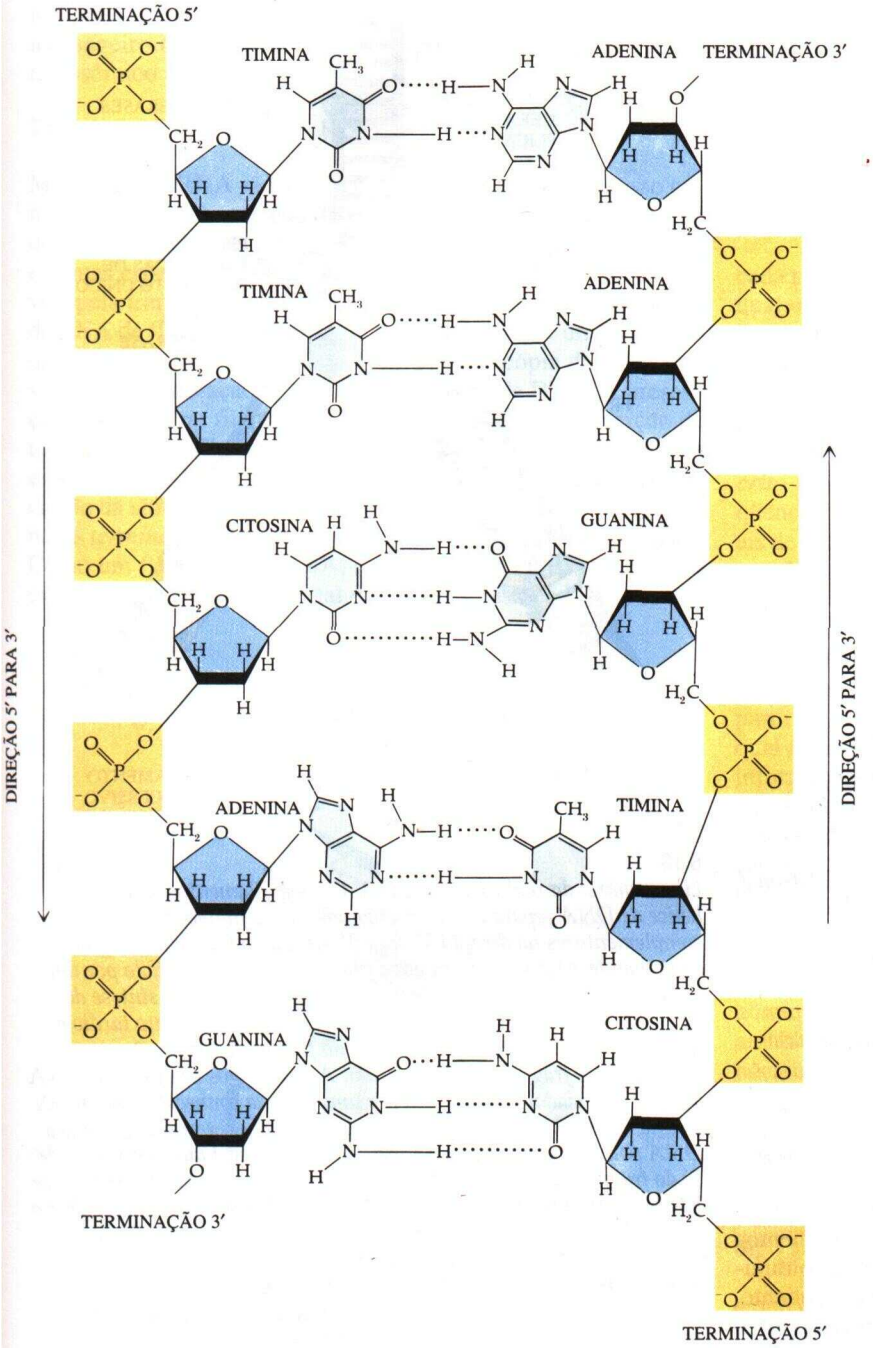
As duas cadeias que constituem a dupla hélice são compostas de nucleotídeos contendo resíduos do açúcar desoxirribose (S), o qual se liga por um grupo fosfato (P) ao açúcar do nucleotídeo adjacente. A seqüência regular de açúcares e fosfatos forma o suporte central da célula. Os açúcares de cada cadeia projetam-se para o interior do cilindro formado pelo enrolamento das duas cadeias.

O par de bases nitrogenadas (indicado pelas linhas horizontais em negrito) são moléculas achatadas que ocupam a área central do cilindro (correspondentes aos retângulos pontilhados na representação de cortes transversais à direita). Os pares de bases, constituídos de timina (T) e adenina (A) no nível A e por citosina (C) e guanina (G) no nível B, estão ligados por pontes de hidrogênio. A linha circular pontilhada na secção transversal indica o ângulo externo da dupla hélice quando a molécula é vista a partir de sua extremidade.

As bases estão empilhadas umas sobre as outras a intervalos de 3,4 angstroms e apresentam uma rotação de 36° em cada degrau. Assim, existem 10 pares de bases para cada volta completa da hélice. Como conseqüência desta rotação, as sucessivas vistas laterais dos pares de bases aparecem como linhas de largura variável, dependendo do ângulo de visão.

longo de seu comprimento de forma análoga a um zíper, havendo separação das bases nitrogenadas nas suas pontes de hidrogênio (Fig. 8.17). Após a separação dos dois filamentos, um novo filamento se forma ao longo de cada filamento original. Se uma timina (T) está presente no filamento original, somente uma adenina (A) pode parear com ela. Uma guanina (G) pareia somente com uma citosina (C) e assim por diante. Desta maneira, cada filamento forma uma cópia complementar de si mesmo, produzindo-se assim duas réplicas exatas da molécula original. A antiga questão, de como a informação hereditária é duplicada e transmitida para as gerações posteriores, foi, a princípio, esclarecida através da descoberta da estrutura do DNA.

Naquela que pode ser considerada como uma das mais importantes afirmações de todos os tempos, Watson e Crick es-

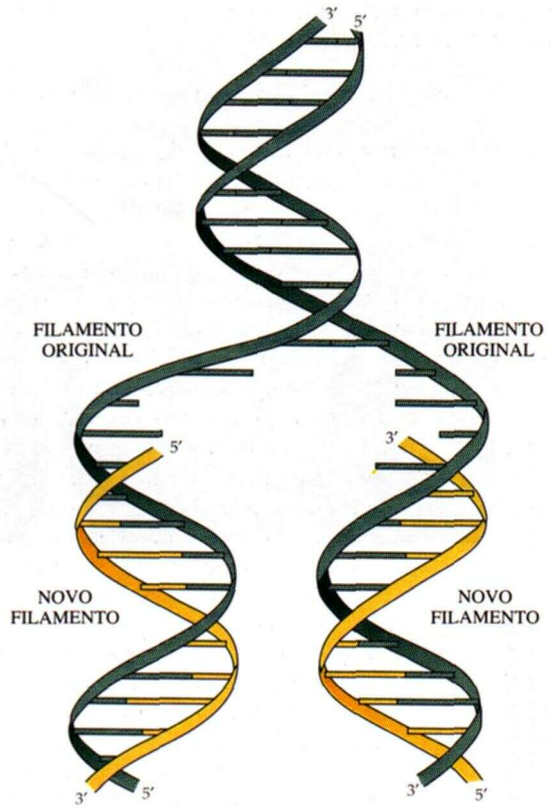


8.16
A dupla-estrutura da cadeia de parte de uma molécula de DNA. Cada nucleotídeo consiste em um açúcar (desoxirribose), um grupo fosfato e uma base nitrogenada (uma purina ou uma pirimidina). Note a seqüência repetitiva açúcar-fosfato-açúcar-fosfato que forma o suporte central da molécula. Cada grupo fosfato liga-se ao carbono 5′ de um açúcar e ao carbono 3′ do açúcar do nucleotídeo adjacente, de forma que a cadeia tem uma extremidade 5′ e outra 3′. As pontes formadas pelos grupos fosfato entre os nucleotídeos das duas cadeias correm em direções opostas, ou seja, as cadeias são antiparalelas (compare esta figura com a Fig. 8.15b).

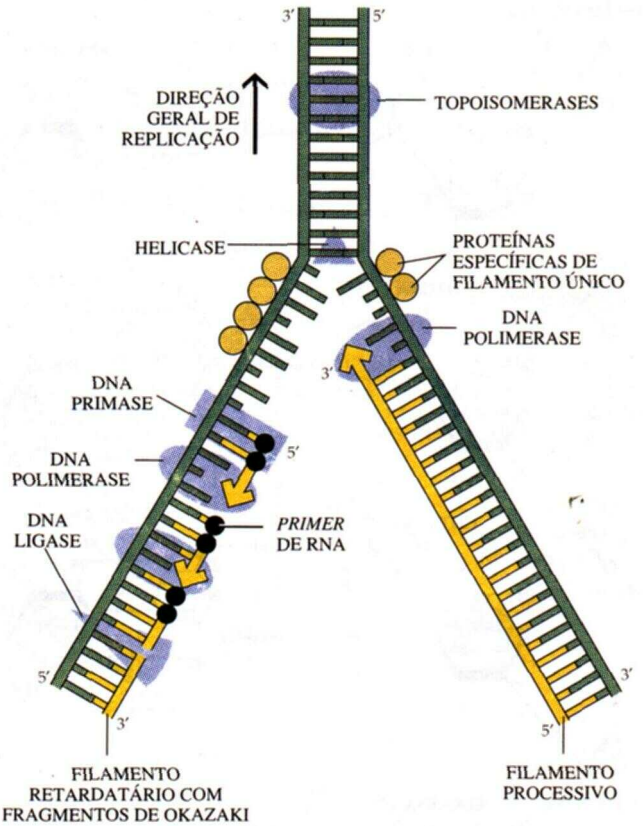
creveram em seu artigo original: "Não deixamos de notar que o pareamento específico que postulamos sugere imediatamente um possível mecanismo de duplicação do material genético". Em 1962, nove anos após a publicação da hipótese original, Watson, Crick e Wilkins receberam o prêmio Nobel em reconhecimento a seus estudos inovadores.

Subseqüentemente, tem sido mostrado que, uma vez que a molécula de DNA é muito longa, possui duplo filamento e é disposta em forma de hélice, o processo de replicação é complexo, requerendo muitos estágios catalisados por enzimas. A iniciação da **replicação do DNA** ocorre sempre em determinada seqüência específica de nucleotídeos, conhecida como *origem de replicação*. A iniciação da replicação necessita de proteínas e enzimas específicas conhecidas como *helicases*, que quebram as pontes de hidrogênio ligando as bases complementares ao ponto de origem da replicação, abrindo a hélice de modo que a replicação possa ocorrer. A síntese do novo filamento é catalisada por enzimas conhecidas como **DNA polimerases**. Quando visualizadas ao microscópio eletrônico, as regiões de replicação aparecem como estruturas em forma de "Y", denominadas **forquilhas de replicação do DNA.**

A replicação do DNA é ainda complicada pela configuração das ligações açúcar-fosfato-açúcar da molécula de DNA. Em cada filamento, o grupo fosfato que acompanha as duas moléculas de desoxirribose está ligado a um açúcar na posição 5' (5º carbono da desoxirribose), bem como ao açúcar adjacente na posição 3' (o 3º carbono no anel de desoxirribose). Esta configuração dá a cada filamento uma extremidade 5' e uma 3'. Além disso, os dois filamentos correm em direções contrárias, ou seja, a direção da extremidade 5' para a 3' de um filamento é oposta à



8.17
Replicação da molécula de DNA de acordo com o modelo de Watson e Crick. Os filamentos separam-se através da abertura das pontes de hidrogênio dos pares de bases. Cada um dos filamentos originais funciona como um molde ao longo do qual um novo filamento complementar se forma, incorporando os nucleotídeos disponíveis na célula. Pesquisas posteriores resultaram em modificações de alguns detalhes deste processo, conforme explicado sumariamente no texto, permanecendo o princípio geral, porém, inalterado.



8.18
Um sumário da replicação de DNA. Os dois filamentos da dupla hélice de DNA separam-se, sintetizando novos filamentos complementares na direção 5′ para 3′, usando o filamento original como molde. O início de um novo filamento é providenciado por um primer, *o qual constitui-se de nucleotídeos de RNA. A síntese do filamento líder é contínua, enquanto a síntese do filamento tardio é descontínua. As pequenas moléculas do filamento tardio são denominadas fragmentos de Okazaki. A síntese dos* primers de RNA *(ou RNA iniciador) é catalisada por uma enzima conhecida como* RNA primase. *A síntese de cada fragmento de Okazaki termina quando a DNA polimerase alcança o* primer *de RNA conectado à extremidade 5′ do fragmento anterior. A seguir ocorre a recolocação do* primer *de RNA do fragmento de Okazaki anterior por nucleotídeos de DNA, e o fragmento é conectado ao filamento crescente pela enzima* DNA ligase. *Enzimas denominadas topoisomerases evitam o emaranhamento do DNA durante a replicação, enquanto os filamentos separados da forquilha de replicação são estabilizados por proteínas específicas de cadeia simples.*

do outro, motivo pelo qual diz-se que os filamentos são **antiparalelos** (Fig. 8.16).

A DNA polimerase sintetiza novos filamentos de DNA apenas na direção de 5' para 3'. Ao longo de um dos filamentos originais, por conseguinte, o DNA pode ser sintetizado continuamente na direção 5' para 3' como uma unidade independente. Esse DNA recém-sintetizado é conhecido como **filamento líder** (ou **processivo**). Por causa da natureza antiparalela do DNA, o outro filamento é sintetizado, também na direção 5' para 3', porém de forma descontínua, como uma série de fragmentos, cada qual individualmente sintetizado na direção oposta à direção geral de replicação. Quando tais fragmentos, conhecidos como *fragmentos Okazaki*, alongam-se, são automaticamente conectados ao filamento subseqüente. O resultado geral é um filamento que cresce na mesma direção do filamento principal, porém a uma velocidade levemente menor, sendo por este motivo denominado de **filamento tardio** (ou **retardatário**). O complexo processo de replicação do DNA encontra-se sumarizado na Fig. 8.18.

Como os Genes Funcionam?

Watson e Crick desvendaram a natureza química do gene e sugeriram o modo pelo qual se duplicam. Mesmo assim, uma dúvida permaneceu sem resposta: Como uma seqüência de nucleotídeos do DNA pode especificar a seqüência de aminoácidos de uma proteína?

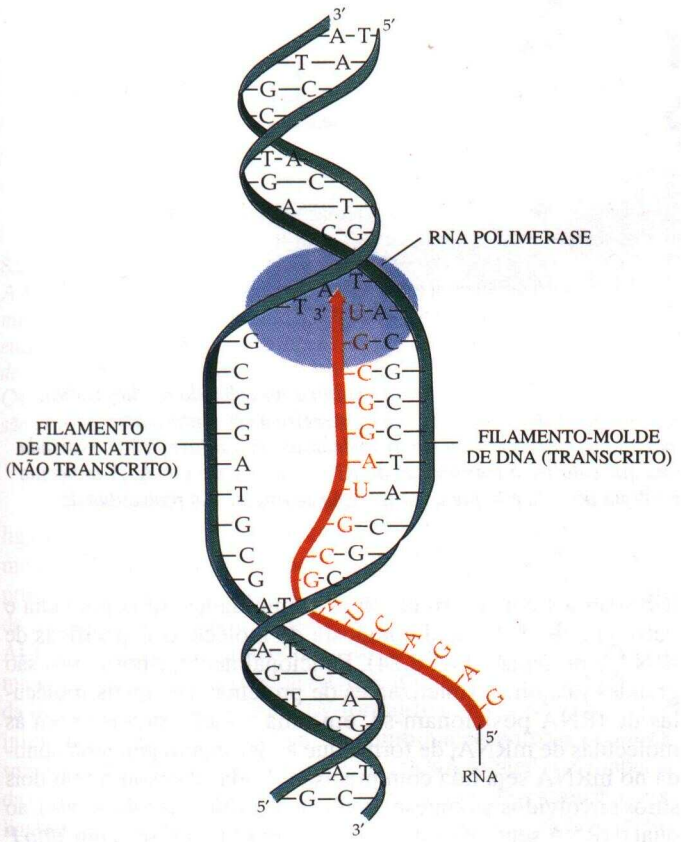
A busca pela resposta a esta questão conduziu os pesquisadores ao **ácido ribonucléico (RNA)**, a molécula-irmã do DNA (discutida no Cap. 3). O envolvimento do RNA na síntese protéica já vinha sendo há muito sugerido, uma vez que se observou que células que sintetizavam grandes quantidades de proteínas continham grandes quantidades de RNA. Além disso, ao contrário do DNA, que é encontrado principalmente no núcleo, o RNA é encontrado mais abundantemente no citoplasma, onde a síntese protéica ocorre.

Tal hipótese foi confirmada, mostrando-se haver não apenas um, mas três tipos de RNA que atuam como intermediários

nas fases compreendidas entre o DNA e as proteínas: o RNA mensageiro (mRNA), o RNA transportador (tRNA) e o RNA ribossômico (rRNA).

TRANSCREVENDO RNA DE DNA

Moléculas de RNA são sintetizadas através de um processo conhecido como **transcrição de RNA**, o qual é similar à replicação de DNA (Figs. 8.19 e 8.20). Em células eucarióticas, existem enzimas específicas, denominadas *RNA polimerases*, responsáveis pela transcrição de mRNA, tRNA e rRNA. Cada molécula de RNA de filamento único é formada ao longo de um filamento da hélice de DNA pelo mesmo princípio de cópia de bases que se aplica na formação de um novo filamento de DNA. A presença de adenina no filamento original de DNA leva à inserção de uma uracila no filamento de RNA. Seqüências de nucleotídeos específicas do DNA, denominadas *promotores*, sinalizam a iniciação da síntese de RNA, enquanto outras seqüências, denominadas *terminadores*, emitem sinais de término da síntese de RNA. Como um filamento de DNA, cada molécula de RNA tem uma extremidade 5' e uma 3' e, tal como na síntese de DNA, os nucleotídeos são adicionados uns após os outros na extremidade 3' do filamento crescente de RNA.



8.19
Uma representação esquemática da transcrição de RNA. No ponto de ligação da enzima RNA polimerase o DNA se abre e, enquanto a RNA polimerase se movimenta ao longo da molécula de DNA, os dois filamentos separam-se. Os nucleotídeos complementares ligam-se ao filamento crescente de RNA na direção de 5' para 3'. Note que o filamento de RNA é complementar — e não idêntico — ao filamento-molde do qual está sendo transcrito. Sua seqüência é, portanto, idêntica àquela do filamento de DNA inativo (não transcrito), exceto pela substituição da timina (T) pela uracila (U).

O RNA MENSAGEIRO E O CÓDIGO GENÉTICO

Os **RNA mensageiros** são cópias funcionais da informação genética. Incorporando as instruções contidas no DNA, o mRNA dita a seqüência dos aminoácidos das proteínas.

Em células procarióticas, a maioria das proteínas é codificada por um único elemento contínuo de seqüência de DNA, do qual uma molécula de mRNA funcional é copiada (Fig. 8.21). Em células eucarióticas, contudo, a maioria dos genes inclui seqüências codificantes denominadas **exons** intercaladas por seqüências não codificantes denominadas **introns** (Fig. 8.21). Durante a transcrição, toda a seqüência do gene é copiada, resultando em uma molécula de RNA muito longa, denominada *transcrito primário*. Antes que essa molécula deixe o núcleo, as seqüências dos introns são removidas através de "enzimas especiais de processamento", enquanto os exons são reorganizados em um filamento. Assim que este *processamento,* ou processo de corte e união do RNA, esteja completo, a molécula de mRNA passa do núcleo para o citoplasma.

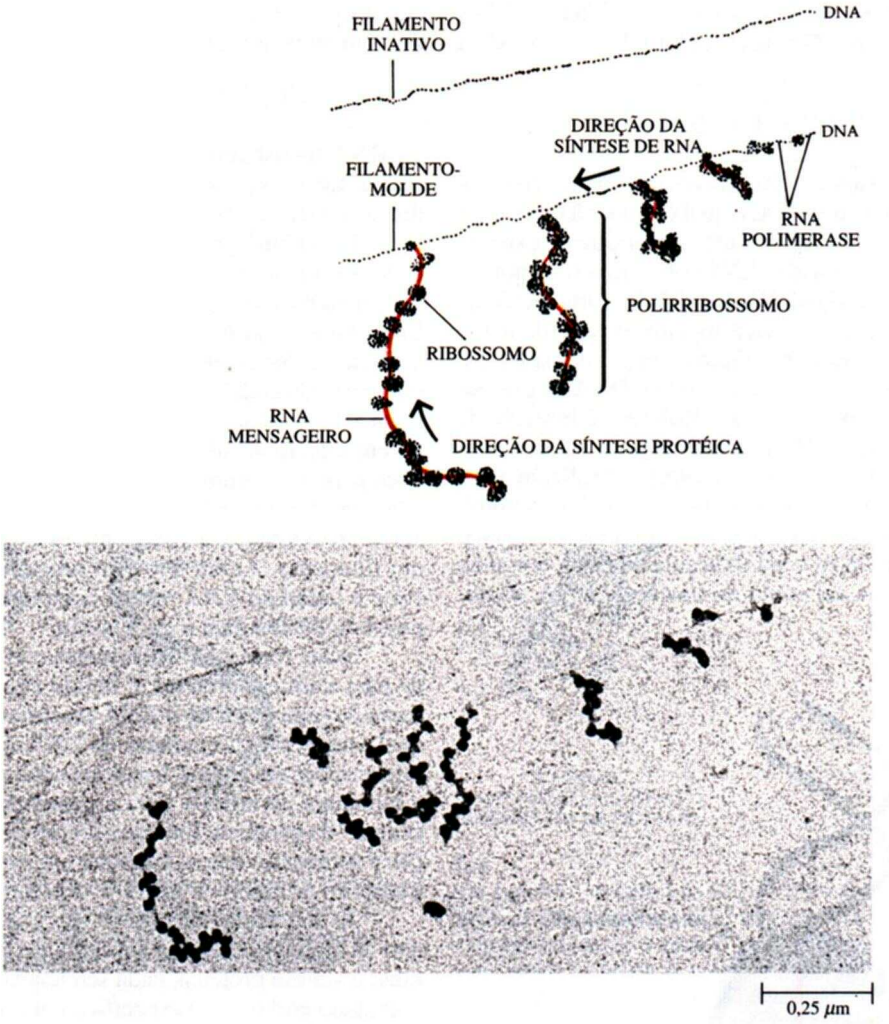
Desta forma, em eucariontes o mRNA, que serve de molde para a síntese protéica, é obtido através do *processamento* a partir de segmentos de mRNA precursor (transcrito primário), o qual é transcrito diretamente do DNA cromossômico. A série de informações em ambos, bactérias e eucariontes, flui do gene para a molécula de mRNA para a proteína — o chamado "dogma central" da genética. Em eucariontes, por outro lado, na transcrição é necessário que se adicione um passo ao processo: gene → transcrito primário → mRNA → proteína.

As moléculas de mRNA são grandes, variando em tamanho de algumas centenas até cerca de 10.000 nucleotídeos. Durante a síntese protéica, cada seqüência de três proteínas — denominada **códon** — é específica para um único aminoácido. O assim chamado **código genético**, através do qual a seqüência de nucleotídeos é transformada em aminoácidos no decurso da síntese protéica, consiste em 64 códons (Fig. 8.22), 61 dos quais específicos para determinados aminoácidos, tratando-se os três códons restantes de códons de término. Uma vez que as proteínas contêm 20 aminoácidos diferentes, alguns deles são codificados por mais de um códon, motivo pelo qual diz-se que o código genético é *degenerado*.

Uma das descobertas mais notáveis da biologia molecular é que o código genético é igual para todos os organismos, com muito poucas exceções e, mesmo assim, com relação a pequenos detalhes. Genes de bactérias podem funcionar perfeitamente, dentro de determinadas circunstâncias, em células mamíferas. Também genes de plantas podem ser introduzidos em bactérias, em determinado estágio de expressão, onde podem sintetizar seus próprios produtos. Tal uniformidade fornece não somente uma impressionante prova de que todos os seres vivos tiveram uma origem comum, como também a base para as técnicas da engenharia genética, abrindo muitos horizontes para o progresso humano futuro (ver Cap. 25).

RNA TRANSPORTADOR

O **RNA transportador** tem às vezes sido denominado "o dicionário da linguagem da vida", devido ao papel que representa na translação do mRNA em linguagem de proteínas. As moléculas de tRNA são relativamente pequenas, consistindo em cerca de



8.20
Um gene de bactéria em ação. Na micrografia ao lado, podem-se ver várias moléculas de RNA mensageiro (filamento colorido no diagrama), sendo transcritas simultaneamente do mesmo filamento-molde. O mais longo deles, do lado esquerdo, foi o primeiro a ser sintetizado. Enquanto cada filamento de mRNA destaca-se da molécula de DNA, os ribossomos conectam-se a ele, transladando sua informação codificada em proteínas. Podem-se ver também moléculas de RNA polimerase, a enzima que catalisa a transcrição do RNA a partir do DNA. A molécula de RNA polimerase, do lado direito superior, está localizada aproximadamente na posição em que a transcrição se inicia. As moléculas de proteína não são visíveis nesta micrografia.

80 nucleotídeos, os quais formam um longo filamento único que se dobra sobre si mesmo (Fig. 8.23). Há mais de 20 moléculas diferentes de tRNA em cada célula, no mínimo uma para cada um dos 20 aminoácidos encontrados nas proteínas.

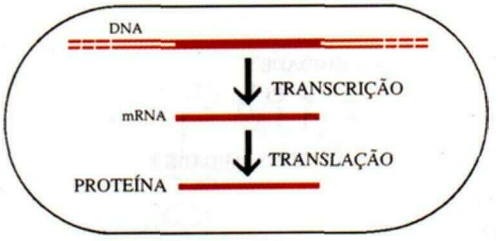
Cada molécula de tRNA tem dois importantes sítios de ligação. Um destes sítios, o **anticódon**, liga-se ao códon da molécula de mRNA, enquanto o outro liga-se ao respectivo aminoácido. A ligação da molécula de tRNA a determinado aminoácido ocorre com o auxílio da enzima aminoacil-tRNA-sintetase. Existem no mínimo 20 diferentes tipos de aminoacil-tRNA-sintetases, uma ou mais para cada aminoácido. Tais enzimas são elementos-chave na translação da mensagem genética. Elas determinam qual aminoácido será associado com qual tRNA (e conseqüentemente com qual anticódon).

RNA RIBOSSÔMICO E RIBOSSOMOS

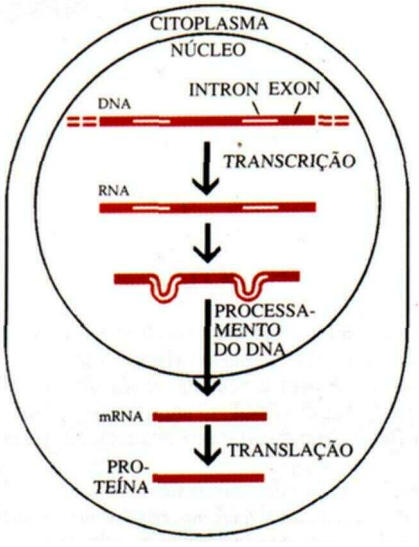
Como o nome sugere, o **RNA ribossômico** está associado aos **ribossomos**, que são grandes complexos de RNA e proteína. Ribossomos consistem em duas subunidades, uma pequena e outra grande, cada qual composta de moléculas específicas de rRNA e proteínas (Fig. 8.24). Funcionalmente, ribossomos são grandes máquinas sintetizantes de proteínas nas quais moléculas de tRNA posicionam-se, em uma relação precisa com as moléculas de mRNA, de forma que a mensagem genética contida no mRNA seja lida com precisão. Cada ribossomo tem dois sítios envolvidos na síntese protéica: um *sítio A* (*aminoacila*), ao qual o tRNA seguinte, com seu aminoácido, liga-se, e um *sítio P* (*peptidila*), ao qual a cadeia crescente de polipeptídeos liga-se.

TRANSLAÇÃO DE MRNA EM PROTEÍNA

A síntese de proteínas é conhecida como **translação** porque envolve a transferência de informação de uma linguagem (nucleotídeos) em outra (aminoácidos). Tipicamente, a síntese protéica consome mais energia do que qualquer outro processo biossintético. Os estágios principais da translação são: iniciação, elongação da cadeia de polipeptídeos e término da cadeia (Fig. 8.25).



CÉLULA PROCARIÓTICA



CÉLULA EUCARIÓTICA

8.21
A transferência de informação do DNA para a proteína através do mRNA é mais simples em células procarióticas do que em eucarióticas. Em células eucarióticas, as regiões codificantes (os exons) do DNA são intercaladas por porções não codificantes (os introns). Os introns devem ser removidos enzimaticamente, enquanto os exons são reunificados em um filamento de modo a formar o mRNA.

SEGUNDA LETRA

PRIMEIRA LETRA	U	C	A	G	TERCEIRA LETRA
U	UUU phe UUC phe UUA leu UUG leu	UCU ser UCC ser UCA ser UCG ser	UAU tyr UAC tyr UAA parada UAG parada	UGU cys UGC cys UGA parada UGG trp	U C A G
C	CUU leu CUC leu CUA leu CUG leu	CCU pro CCC pro CCA pro CCG pro	CAU his CAC his CAA gln CAG gln	CGU arg CGC arg CGA arg CGG arg	U C A G
A	AUU ile AUC ile AUA ile AUG met	ACU thr ACC thr ACA thr ACG thr	AAU asn AAC asn AAA lys AAG lys	AGU ser AGC ser AGA arg AGG arg	U C A G
G	GUU val GUC val GUA val GUG val	GCU ala GCC ala GCA ala GCG ala	GAU asp GAC asp GAA glu GAG glu	GGU gly GGC gly GGA gly GGG gly	U C A G

8.22
O código genético, consistindo em 64 códons (trincas de bases) e seus aminoácidos correspondentes (ver Fig. 3.15, do Cap. 3). Dos 64 códons, apenas 61 são específicos para determinados aminoácidos. Os três restantes são sinais de parada, que provocam o término da cadeia. Uma vez que 61 trincas codificam 20 aminoácidos, existem obviamente códons "sinônimos". A leucina, por exemplo, é sinalizada por seis códons. A maioria dos sinônimos difere apenas no terceiro nucleotídeo. O código é mostrado aqui na seqüência de bases em que apareceria no mRNA.

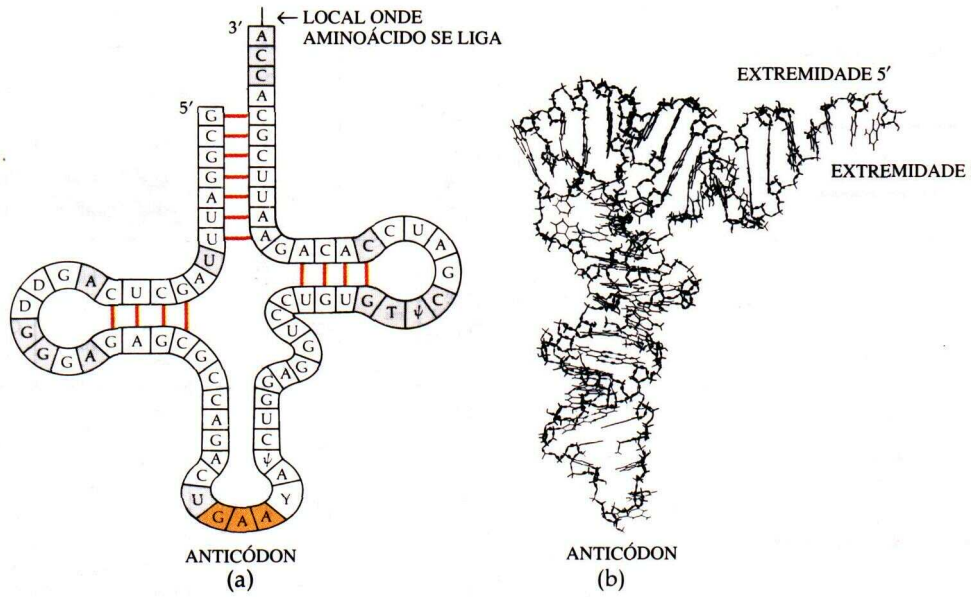
A **iniciação** começa quando a unidade ribossômica menor liga-se a um filamento de mRNA em um sítio próximo a sua extremidade 5', expondo seu primeiro códon, o *códon de iniciação*. O primeiro tRNA pareia então com o códon de iniciação do mRNA de maneira antiparalela: o códon de iniciação usualmente é (5')-AUG-(3'), enquanto o anticódon do tRNA é (3')-UAC-(5'). O tRNA iniciador, que se liga ao códon AUG, carrega uma forma modificada do aminoácido metionina (*N*-formil-metionina ou fMet), que inicia a cadeia polipeptídica. A combinação entre a pequena subunidade ribossômica, o mRNA, e o tRNA iniciador é conhecida como *complexo de iniciação*. A subunidade ribossômica maior liga-se então à subunidade menor, mantendo o fMet-tRNA ligado no sítio P, enquanto o sítio A permanece livre para o próximo aminoacil tRNA. A energia necessária para a realização desta etapa é fornecida através da hidrólise do trifosfato de guanosina (GTP).

No início do estágio de **alongamento** o segundo anticódon do mRNA é posicionado do lado oposto do sítio ribossômico A vago. Um tRNA carregando um anticódon complementar ao segundo mRNA e seu respectivo aminoácido ocupa o sítio A do ribossomo. Quando os sítios P e A estão ocupados, uma enzima, a **peptidila transferase**, que é parte da grande subunidade ribossômica, providencia uma ponte peptídica entre os dois aminoácidos, ligando o primeiro aminoácido (fMet) ao segundo. O primeiro tRNA é então desprendido do ribossomo e volta ao grupo de tRNAs citoplasmáticos. O ribossomo move-se mais um códon abaixo da molécula de mRNA. Conseqüentemente, o tRNA ao qual o fMet e o segundo aminoácido estão agora ligados são transferidos da posição A para P. Um terceiro aminoacil tRNA insere-se na posição A do lado oposto ao terceiro códon do mRNA, repetindo o procedimento. A posição P aceita o tRNA, adicionando seu aminoácido à cadeia. Enquanto o ribossomo se move ao longo do filamento de mRNA, a porção inicial do mRNA fica livre, de modo que um outro ribossomo pode formar um novo complexo de iniciação. Um conjunto de ribossomos traduzindo a mesma molécula de mRNA é conhecido como um **polirribossomo** ou um **polissomo** (Fig. 8.26).

O processo cíclico de tradução acima descrita continua até que o **término** ocorra, quando do acesso a um dos três possíveis *códons de término* (UAA, UAG ou UGA) no mRNA. Não existem tRNAs que reconheçam estes códons e, desta forma, nenhum tRNA insere-se no sítio A em resposta a eles. Ao invés disso, proteínas citoplasmáticas denominadas *fatores de término* ligam-se diretamente a qualquer códon de término no sítio A do ribossomo, fazendo com que a cadeia completa de polipeptídeos seja liberada.

INSERINDO E SELECIONANDO POLIPEPTÍDEOS

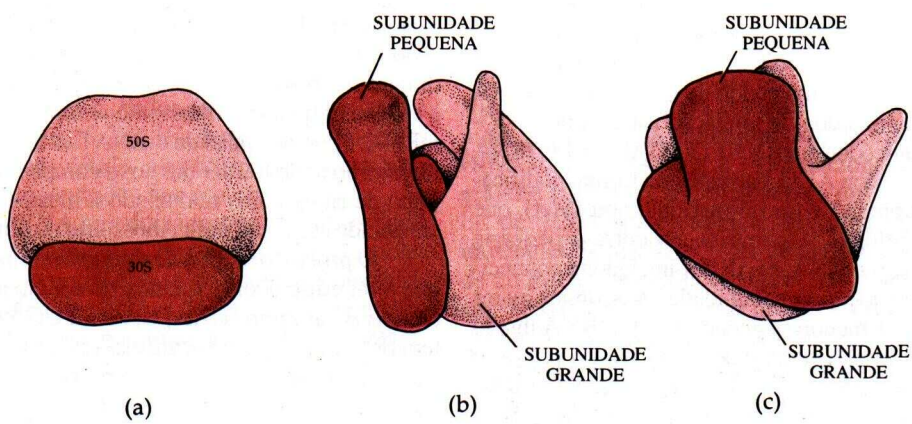
Os polipeptídeos codificados por genes nucleares são sintetizados por um processo que ocorre no citoplasma celular. Um me-



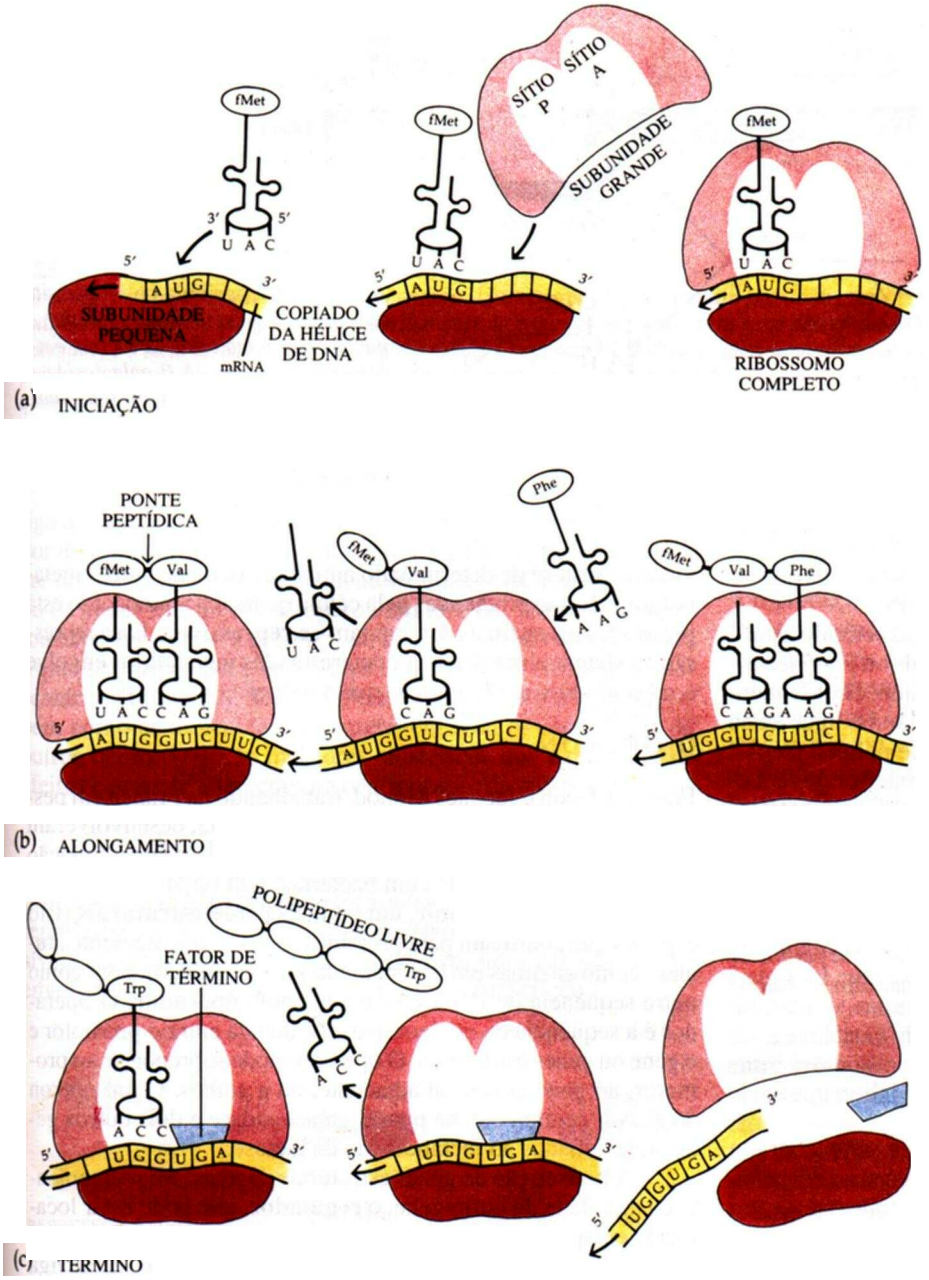
8.23
(a) *A estrutura bidimensional de uma molécula de tRNA. Tais moléculas consistem em cerca de 80 nucleotídeos ordenados em uma única cadeia. A cadeia sempre termina com uma seqüência CCA. O aminoácido específico de tRNA pode ligar-se nesta extremidade. Os nuleotídeos mostrados em cinza permanecem constantes em todos os tRNAs. Os outros nucleotídeos variam de acordo com a especificidade do tRNA. Os símbolos D, γ, ψ e T representam nucleotídeos modificados incomuns, característicos das moléculas de tRNA. O significado de tais nucleotídeos incomuns baseia-se no fato de que eles prevêem a formação de certas pontes de hidrogênio enquanto promovem outras associações de cadeia cruzada, determinando assim a estrutura final da molécula.*

Cada porção da molécula de tRNA parece ter uma função única. A extremidade aceptora é o local onde o aminoácido se liga. A alça da mão direita, ou alça TψC, é a mesma em todas as moléculas de tRNA, orientando provavelmente a ligação do tRNA aos ribossomos. A alça da mão esquerda, ou alça DHU, ao contrário da anterior difere de uma molécula de tRNA para outra, estando possivelmente envolvida na determinação de qual aminoácido deve ser enzimaticamente adicionado à extremidade receptora. Alguns dos nucleotídeos são ligados por pontes de hidrogênio, conforme indicado pelas linhas coloridas. Os nucleotídeos não pareados, na base do diagrama (em cores), são conhecidos como anticódons. Sua função é conectar-se ao códon da molécula de mRNA.

(b) *A molécula dobra-se sobre si mesma, produzindo a estrutura tridimensional aqui mostrada na forma de um modelo fotográfico.*



8.24
Ribossomos em procariontes e em eucariontes consistem em duas subunidades, uma grande e uma pequena. Cada subunidade é composta de rRNA específico e moléculas de proteína. Estudos da taxa de sedimentação em ultracentrífuga revelaram que o tamanho e a densidade das subunidades e dos ribossomos diferem em procariontes e eucariontes. (a) *As subunidades do ribossomo de* Escherichia coli *têm valores de sedimentação de 50S e 30S. Tais valores, que refletem o peso molecular e o formato da molécula, não são aditivos. As subunidades ribossômicas procarióticas de 30S e 50S combinam-se para formar um ribossomo que tem um gradiente de sedimentação de apenas 70S. Em* (b) *e* (c) *podem-se observar dois ângulos de visão da estrutura tridimensional do ribossomo de* E. coli, *conforme revelado pela microscopia eletrônica.*

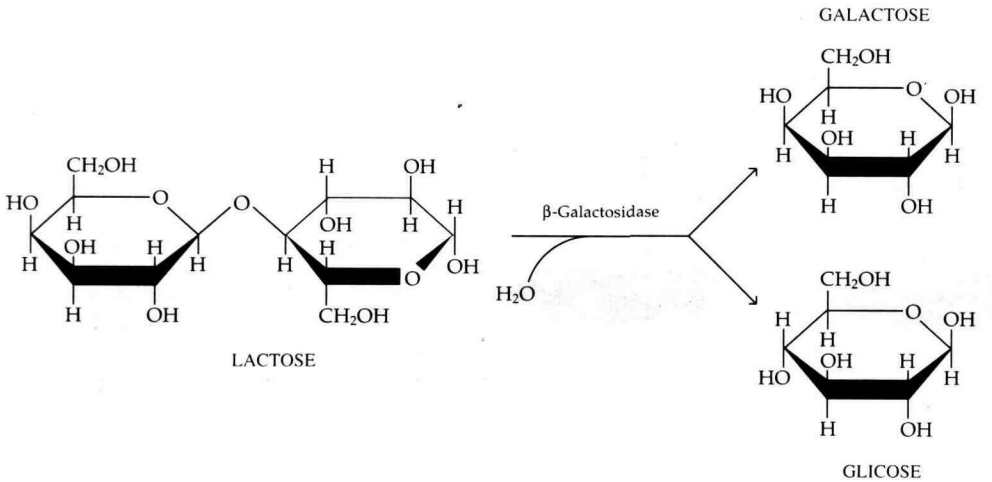


8.25
Os três estágios na síntese protéica. (a) *Iniciação. A subunidade ribossômica pequena liga-se à extremidade 5′ da molécula de mRNA. A primeira molécula de tRNA, levando o aminoácido modificado fMet, encaixa-se no códon de iniciação AUG da molécula de mRNA. A subunidade ribossômica grande toma seu lugar com o tRNA ocupando o sítio P (peptidila). O sítio A (aminoacila) está ainda vago. O complexo de iniciação está agora completo.* (b) *Alongamento. Um segundo tRNA, carregando seu aminoácido específico, ocupa o sítio A, conectando seu anticódon ao mRNA. Uma ponte peptídica é formada entre os dois aminoácidos unidos nos ribossomos. Ao mesmo tempo, a ponte entre o primeiro aminoácido e seu tRNA é quebrada. O ribossomo move-se ao longo da cadeia de mRNA na direção de 5′ para 3′, fazendo com que o segundo tRNA, com o dipeptídeo conectado, mova-se para o sítio P a partir do sítio A após a liberação do primeiro tRNA pelo ribossomo. Um terceiro tRNA introduz-se no sítio A e outra ponte peptídica é formada. A cadeia peptídica crescente permanece sempre ligada ao tRNA que se moveu do sítio A para o sítio P, enquanto o próximo tRNA, carregando o próximo aminoácido, ocupa o sítio A. Esse procedimento é repetido várias vezes até que o polipeptídeo esteja completo.* (c) *Término: quando o ribossomo chega a um códon de término (neste caso UGA), o polipeptídeo solta-se do último tRNA, enquanto este abandona o sítio P. O sítio A é ocupado por uma proteína específica, o fator de término, a qual promove a dissociação das duas unidades ribossômicas.*

8.26
Grupos de ribossomos lendo o mesmo filamento de mRNA. Tais grupos são denominados polirribossomos ou polissomos.

canismo é necessário, porém, para assegurar que cada um dos polipeptídeos seja levado ao "compartimento" celular correto. Esse mecanismo é denominado **inserção** e **seleção de polipeptídeo** (ou de **proteína**).

Logo após o início da síntese polipeptídica nos ribossomos presentes no citoplasma, existem duas possibilidades. No caso dos ribossomos envolvidos na síntese de polipeptídeos, destinada ao retículo endoplasmático (ou às membranas derivadas do retículo endoplasmático) ocorre uma associação, já no início do processo de translação, entre o polipeptídeo e a membrana do retículo endoplasmático. Tais polipeptídeos são transferidos através da membrana do retículo endoplasmático (ou são nela inseridos, no caso de proteínas integrais) enquanto a síntese continua. Os ribossomos envolvidos com a síntese de polipeptídeos destinada ao núcleo, mitocôndrias, cloroplastos ou peroxissomos permanecem livres (no citoplasma). Outros polipeptídeos livres



8.27
A bactéria Escherichia coli *necessita da enzima β-galactosidase a fim de metabolizar a molécula de lactose em galactose e glicose. A β-galactosidase é uma enzima induzível, ou seja, sua produção é regulada por um indutor — neste caso, seu substrato, o dissacarídeo lactose.*

desprendidos destes ribossomos permanecem no citoplasma ou são levados pelo componente celular apropriado.

A síntese de polipeptídeos destinada ao retículo endoplasmático inicia-se com uma **seqüência-sinal** (ou *peptídeo-sinal*) do aminoácido hidrofóbico na porção amino. Esta seqüência-sinal faz com que o complexo mRNA-ribossomo ligue-se ao retículo endoplasmático. A cadeia crescente de polipeptídeos é então transportada através da membrana até o interior do retículo endoplasmático. Após ter atravessado a membrana, a seqüência-sinal é separada da cadeia polipeptídica por uma *peptidase-sinal.* O crescimento da cadeia polipeptídica continua e o polipeptídeo gradualmente assume sua configuração tridimensional final quando no interior do retículo endoplasmático. Quando a síntese está completa, as subunidades ribossômicas separam-se do mRNA e o polipeptídeo recém-formado é mantido no interior do retículo endoplasmático.

Regulando a Transcrição Gênica

A transcrição dos genes em mRNA ocorre sob um elaborado controle celular. Mesmo em bactérias, vários sistemas encadeados operam para regular quais genes devem ser transcritos e em que extensão. No que tange à regulação gênica, os eucariontes parecem ter muitas propriedades em comum com as bactérias, embora os detalhes dos mecanismos de controle em eucariontes sejam menos conhecidos.

Uma vez que pesquisas intensas têm sido efetuadas com certos genes de bactérias, tem-se um conhecimento relativamente amplo de como eles são transcritos e regulados. Atualmente, o exemplo de controle gênico mais detalhadamente compreendido é provavelmente o sistema *lac* da lactose na bactéria *Escherichia coli.* Normalmente, estas bactérias não encontram o dissacarídeo lactose em seu desenvolvimento, não sintetizando as enzimas necessárias para metabolizá-lo. Se a lactose é adicionada ao meio de crescimento, as células começam a produzir grandes quantidades da enzima β-galactosidase, a qual separa o dissacarídeo em glicose e galactose, permitindo assim que a lactose seja metabolizada (Fig. 8.27). Em resumo, a presença de lactose induz a produção da enzima necessária para metabolizá-la, motivo pelo qual tais enzimas são tidas como **induzíveis**.

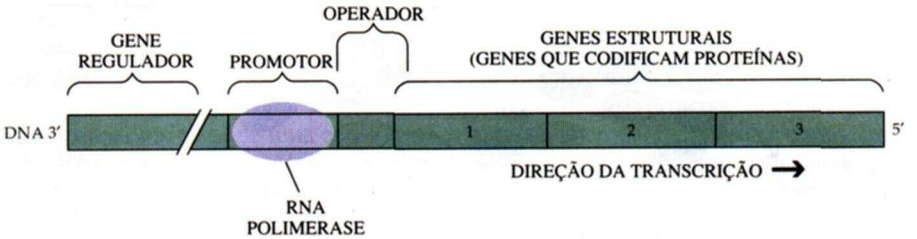
Conhecem-se vários casos de induções de enzimas por substratos ricos em energia. Em outros casos, as enzimas envolvidas na síntese de determinado aminoácido, ou de outros metabólitos, não são produzidas pela célula quando o aminoácido está presente. Tais enzimas denominam-se **repressíveis**. Essa repressão da síntese enzimática por determinados metabólitos envolve o mesmo sistema de controle que a indução.

O OPERON

François Jacob e Jacques Monod, trabalhando na França em pesquisas que receberam o prêmio Nobel em 1965, desenvolveram o conceito do **operon** para esclarecer o mecanismo de regulação da biossíntese enzimática em bactérias. Um operon (Fig. 8.28) consiste em um **promotor**, um ou mais **genes estruturais** (isto é, genes que codificam para proteínas, estas freqüentemente atuando como enzimas em determinada via metabólica), bem como outra seqüência de DNA conhecida como **operador.** O operador é a seqüência de nucleotídeos localizada entre o promotor e o gene ou genes estruturais. O operador pode sobrepor-se ao promotor, ao gene estrutural adjacente, ou a ambos. O *lac* operon da *E. coli* contém o gene para β-galactosidase e dois outros genes relacionados ao metabolismo da lactose.

A transcrição de genes estruturais depende freqüentemente da atividade de outro gene, o **regulador**, que pode estar localizado em qualquer ponto do cromossomo da bactéria. Esse gene codifica para uma proteína denominada **repressor,** a qual se liga ao operador. Quando um repressor está ligado ao operador, este obstrui o promotor. Conseqüentemente, a RNA polimerase não pode ligar-se à molécula de DNA ou, caso se ligue, não pode iniciar seu movimento ao longo da molécula. O resultado em ambos os casos é o mesmo: nenhuma transcrição de mRNA ocorre. Ao remover-se o repressor, porém, a transcrição pode iniciar-se. Evidências sobre a existência do gene regulador foram obtidas a partir de estudos em células de *E. coli* incapazes de parar a produção de β-galactosidase. Em tais células, uma mutação no gene regulador para o *lac* operon forneceu a prova necessária de que tal gene existe em células normais.

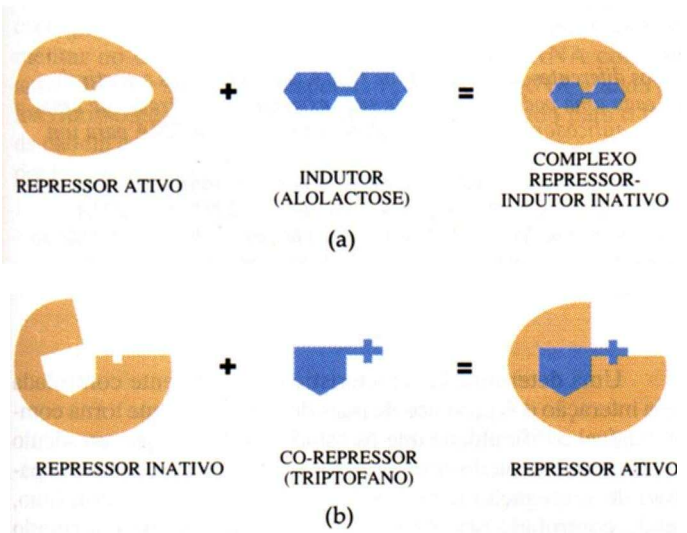
A capacidade do repressor de ligar-se ao operador e desse de bloquear a síntese protéica depende, por outro lado, de outra molécula que funciona como um **indutor**. Dependendo do operon, um indutor pode ativar ou inativar o repressor para um determinado operon (Fig. 8.29). Por exemplo, quando a lactose está presente no meio de crescimento, a primeira reação de seu metabolismo é produzir um açúcar semelhante, a alolactose, que se



8.28
Uma representação esquemática de um operon. Um operon consiste em um promotor, um operador e genes estruturais (ou seja, genes que codificam proteínas, tratando-se freqüentemente de enzimas que atuam em uma determinada reação enzimática). O promotor, que precede o operador, é o sítio de ligação da RNA polimerase. O operador é o sítio no qual uma proteína repressora pode ligar-se, podendo sobrepor-se ao promotor ou ao primeiro gene estrutural (como mostrado aqui), ou a ambos. Outro gene atuante no funcionamento do operon é o regulador, o qual codifica para o repressor. Embora o regulador possa estar adjacente ao operon, este encontra-se na maioria dos casos em outra porção do cromossomo bacteriano.

liga ao repressor inativando-o, de modo a removê-lo do operador do *lac* operon. Desta forma, a RNA polimerase pode começar seu movimento ao longo da molécula de DNA, transcrevendo os genes estruturais do operon em mRNA. No caso do operon triptofano (*trp*), a presença do aminoácido ativa o repressor, o qual se liga ao operador e bloqueia a síntese de enzimas desnecessárias (Fig. 8.29). Tanto a alolactose quanto o triptofano — bem como as moléculas que interagem com os repressores de outros operons — são indutores alostéricos que exercem seus efeitos causando alterações na configuração da molécula repressora.

Cerca de 75 operons diferentes já foram identificados em *E. coli*, compreendendo 260 genes estruturais. Alguns são, como o *lac* operon, induzíveis, enquanto outros, como o *trp* operon, são repressíveis. Observe porém que os sistemas induzíveis e repressíveis são exemplos de controle negativo, uma vez que ambos envolvem repressores que interrompem a transcrição.



8.29
No sistema operon, a síntese de proteína é regulada por interações envolvendo um repressor e um indutor, ou um repressor e um co-repressor. (a) *Em sistemas induzíveis, como é o caso do* lac *operon, a molécula repressora só permanece ativa enquanto não se combina com o indutor (nesse caso uma alolactose).* (b) *Em sistemas repressíveis, como é a caso do* trp *operon, o repressor apenas é ativado quando se combina com o co-repressor.*

Resumo

A reprodução sexual envolve dois eventos: a redução do número cromossômico diplóide através da meiose e o seu restabelecimento através da fertilização.

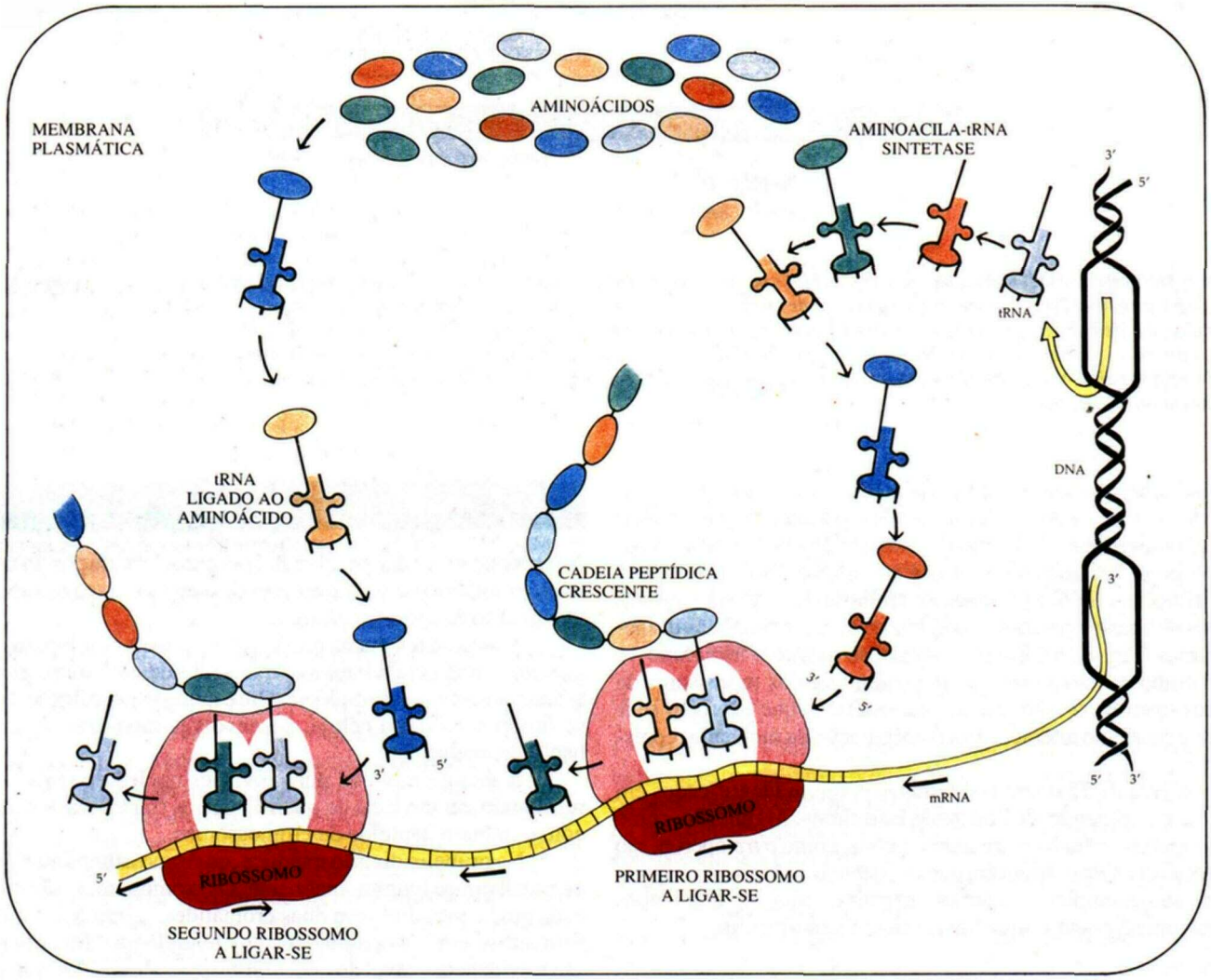
A meiose resulta na produção de gametas ou esporos. Um gameta é uma célula haplóide que se funde com outro gameta, produzindo um zigoto diplóide. Um esporo é uma célula que, sem se fundir com outra célula, desenvolve-se em um organismo haplóide maduro.

A meiose envolve duas divisões nucleares seqüenciais, resultando em um total de quatro núcleos (ou células), cada um com o número haplóide de cromossomos.

Na primeira divisão meiótica, os cromossomos homólogos emparelham-se longitudinalmente. Os cromossomos são duplos, cada qual consistindo em duas cromátides, sendo que quiasmas formam-se entre as cromátides dos homólogos. Tais quiasmas são a evidência visível do *crossing-over* — a troca de cromátides entre cromossomos homólogos. Os bivalentes alinham-se no plano equatorial de maneira casual (mas com os centrômeros dos cromossomos dispostos em ambos os lados do plano), de modo que os cromossomos do ancestral feminino e aqueles do ancestral masculino estão completamente misturados durante a anáfase I. Essa mistura, acrescida do *crossing-over*, assegura que cada um dos produtos da meiose seja diferente, não apenas entre si, mas também do conjunto parental de cromossomos. Dessa forma, a meiose permite a expressão da variabilidade que está armazenada no genótipo diplóide.

Na segunda divisão meiótica, os cromossomos dividem-se de forma semelhante à mitose.

A constituição genética de um organismo é conhecida como o seu genótipo. Suas características externas constituem seu fenótipo. Em organismos diplóides — uma categoria que inclui a maioria das famílias de plantas e animais — cada gene é comumente representado duas vezes. As formas alternativas de cada gene são conhecidas como alelos. O fenótipo de organismos diplóides, com respeito a caracteres de herança simples, tais como aqueles estudados por Mendel, é determinado pela interação dos dois alelos que estão presentes no mesmo *locus* em cromossomos homólogos. Ambos os alelos podem ser iguais (estando então em homozigose) ou podem ser diferentes (em heterozigose). Conseqüentemente, mutações em organismos diplóides são de detecção mais difícil do que aquelas presentes em organismos haplóides, podendo porém ter maior importância no contexto



8.30
Um sumário da síntese protéica em uma célula de bactéria. Pelo menos 32 tipos diferentes de moléculas de tRNA são transcritas a partir do DNA da célula bacteriana. Tais moléculas são estruturadas de tal forma que cada uma pode ligar uma de suas extremidades (através de uma aminoacila-tRNA sintetase) a um aminoácido específico. Cada uma contém um anticódon que é complementar ao códon do mRNA para um determinado aminoácido.

O processo começa quando um filamento de mRNA é transcrito de um molde de DNA. A molécula de tRNA com seu aminoácido liga-se ao códon respectivo do mRNA no ponto de conexão do ribossomo. Quando o ribossomo se move ao longo do filamento de mRNA, um tRNA carregando seu aminoácido específico se encaixa na posição livre, enquanto a primeira molécula de tRNA é liberada, deixando seu aminoácido enzimaticamente ligado ao aminoácido seguinte por uma ponte peptídica. À medida que o processo prossegue, os aminoácidos são trazidos, alinhando-se uns após os outros, seguindo a ordem exata ditada pelo DNA do qual o mRNA foi transcrito.

evolutivo. Existem vários tipos de mutações: mutações de ponto, deleções, efeitos de transposição (incluindo plasmídeos e transposons), inversões, translocações e mudanças no número cromossômico.

Embora ambos os alelos estejam presentes no genótipo, apenas um pode normalmente ser detectado no fenótipo. O alelo que se expressa no fenótipo é a alelo dominante. O outro que permanece encoberto pelo fenótipo é o alelo recessivo. Quando dois organismos heterozigotos para um dado par de alelos são cruzados, a proporção de dominantes para recessivos no fenótipo da descendência é de 3:1. Se a ação de um alelo é insuficiente para mascarar a ação de sua forma alternativa (dominância incompleta), os heterozigotos são distinguíveis e a proporção fenotípica é 1:2:1.

Uma determinada característica é usualmente controlada pela interação dos produtos de mais de um gene, o que torna compreensível a dificuldade que os estudiosos, anteriores ao século 20, tiveram em analisar os princípios da hereditariedade. O padrão de segregação para a maioria dos caracteres é contínuo, sendo controlado por muitos genes, um fenômeno conhecido como epistasia. Outros genes afetam mais de um caráter do organismo, um fenômeno conhecido como pleiotropia.

A informação-chave para o entendimento molecular da hereditariedade foi fornecida no início dos anos 50 com o esclarecimento do papel do DNA. Uma série de fortes evidências indicavam que a informação genética residia no DNA. A descrição da estrutura da dupla hélice de DNA com suas bases complementarmente pareadas, feita por James Watson e Francis Crick

em 1953, forneceu um notável modelo molecular. Este fato levou a muitos avanços no esclarecimento do funcionamento do maquinário da célula, que pode agora ser descrito em detalhes surpreendentes.

O DNA é replicado através da síntese de uma cópia complementar dos dois filamentos da dupla hélice. Várias enzimas atuam no reparo e no desdobramento das alças de DNA, na abertura local da dupla hélice e na adição complementar de novas bases aos dois filamentos separados.

A informação genética do DNA não é expressada diretamente, mas sim transferida através do RNA mensageiro (mRNA). As longas moléculas de mRNA são montadas através de pareamento complementar de bases ao longo de um dos filamentos da hélice de DNA, dirigindo-se a seguir para os ribossomos no citoplasma. Este processo, denominado transcrição, dá-se sob rígido controle genético. Cada seqüência de três nucleotídeos na molécula de mRNA corresponde ao códon de determinado aminoácido.

O código genético foi decifrado, sabendo-se hoje qual aminoácido corresponde a um determinado códon. Das 64 combinações de trincas dos quatro nucleotídeos possíveis, 61 especificam determinados aminoácidos, enquanto três são códons de término. Uma vez que 61 combinações codificam 20 aminoácidos, existe mais de um códon para vários aminoácidos.

Nem toda informação contida em dado gene codifica a seqüência de determinada proteína. Em eucariontes grande parte da informação genética nuclear não codificante, os introns, é transcrita do DNA para o mRNA. Tais introns são, porém, retirados do mRNA antes que este chegue ao citoplasma. Os segmentos de mRNA restantes, correspondentes às porções codificantes denominadas exons, são reorganizados novamente em um filamento, ainda no núcleo, antes da migração do mRNA para o citoplasma.

Nos ribossomos, o mRNA combina-se com uma série de pequenas moléculas denominadas RNA transportadores (tRNAs), as quais estão ligadas a aminoácidos específicos. Cada tRNA carrega uma seqüência de três bases (anticódon), que é complementar ao códon do mRNA. A molécula de tRNA com seu anticódon encaixa-se no respectivo códon do mRNA guiada pelos ribossomos, transferindo assim seu aminoácido para o final da cadeia crescente de peptídeos. O aminoácido liga-se à cadeia por uma ponte peptídica formada por enzimas ribossômicas. Esse processo (síntese protéica) denomina-se translação, uma vez que envolve transferência de informação de uma linguagem (nucleotídeos) para outra (aminoácidos).

O recurso principal de regulação genética em bactérias é o sistema operon. Um operon é composto de uma seqüência linear de genes, que codificam para um determinado grupo de proteínas funcionais, bem como de um promotor e um operador. Os genes estruturais do operon são transcritos em um único filamento de mRNA. A transcrição do operon é controlada pelas seqüências do promotor e do operador, as quais estão em posições adjacentes a genes estruturais e ligam-se a proteínas específicas. O *lac* operon é um exemplo de um operon induzível, funcionando como um interruptor que pode ser "ligado" quando um indutor liga-se a ele, inativando o repressor. Outros operons, como o *trp* operon, são repressíveis. Estes podem ser "desligados" pela ação de um co-repressor que se liga a um repressor inativo, ativando o repressor que se liga ao operador. A indução e a repressão são formas de regulação negativa.

Sugestão para Leituras Adicionais

Judson, H. F.: *The Eighth Day of Creation,* Simon and Schuster, New York, 1979.

Um livro excitante a respeito da descoberta dos princípios da hereditariedade.

Mlot, C.: "On the Trail of Transfer RNA Identity," *BioScience* 39(11): 756-759, 1989.

Artigo esclarecedor na compreensão de como um único aminoácido é reconhecido durante a síntese protéica.

Stahl, F.: "Genetic Recombination," *Scientific American*, February 1987, pages 90-101.

Uma análise do crossing-over *a nível molecular.*

Susuki, D., A. Griffiths, Jeffrey H. Miller, and R. Lewontin: *An Introduction to Genetic Analysis*, 4th ed., W. H. Freeman and Company, New York, 1989.

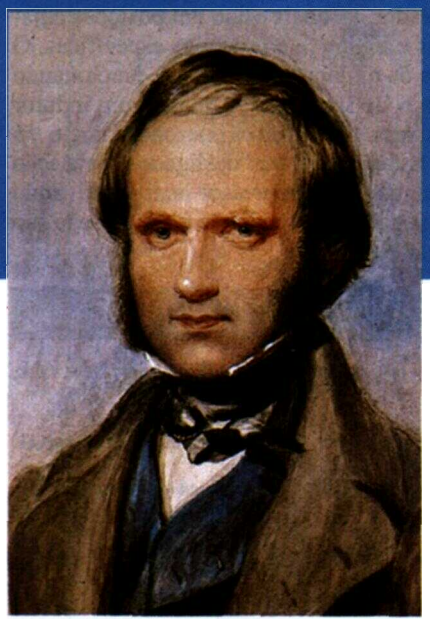
Texto genético excelente e largamente usado.

Watson, J., et al.: *Molecular Biology of the Gene,* 4th ed., The Benjamin/Cummings Publishing Company, Menlo Park, Calif., 1987.

O texto definitivo sobre a estrutura e a função do DNA.

CAPÍTULO 9

O Processo da Evolução

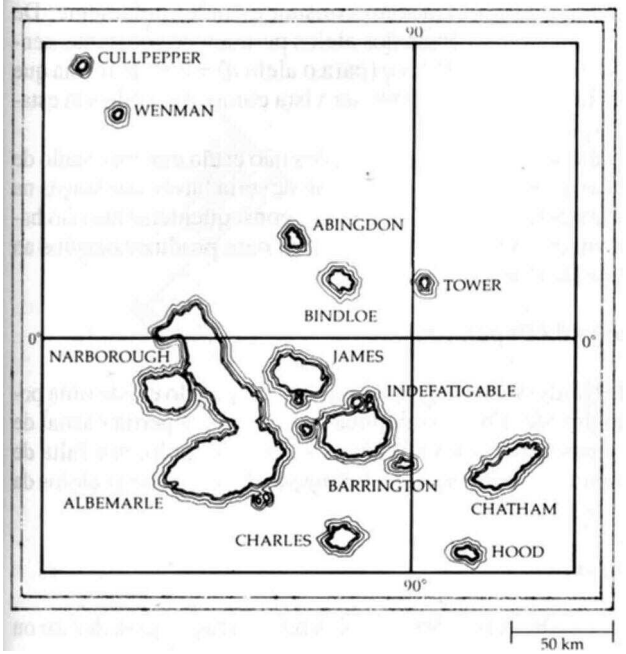


9.1
Charles Darwin, em 1840, quatro anos após sua viagem no H.M.S. Beagle. *Em seu livro posterior,* A Viagem do Beagle, *Darwin teceu o seguinte comentário a respeito de sua seleção para participar como membro da viagem: "Depois, quando me tornei mais íntimo com Fitz Roy (o capitão do* Beagle*), ouvi que tinha corrido um certo risco de ter sido rejeitado, devido ao formato do meu nariz! Ele... estava convencido de que poderia julgar o caráter das pessoas pelo seu perfil, tendo duvidado se alguém com meu nariz poderia possuir energia e determinação suficientes para a viagem. Porém, acho que mais tarde ele ficou satisfeito pelo fato de meu nariz ter dado uma falsa impressão".*

Em 1831, quando ainda era um rapaz de 22 anos, Charles Darwin (Fig. 9.1) viajou durante cinco anos como naturalista a bordo do navio inglês HMS *Beagle*. O livro que Darwin escreveu a respeito da jornada, *A Viagem do Beagle*, é não apenas um trabalho clássico de história natural, uma vez que proporciona também uma compreensão a respeito das experiências que levaram Darwin a emitir, mais tarde, sua teoria da evolução pela seleção natural.

No tempo da viagem histórica de Darwin, a maioria dos cientistas — bem como os não cientistas — ainda acreditava na teoria da "criação especial". De acordo com este conceito, muitos dos vários tipos de organismos viventes foram criados (ou vieram a existir) na sua forma presente. Alguns cientistas, como Jean Baptiste de Lamarck (1744-1829), haviam proposto teorias de evolução, não conseguindo, porém, esclarecer de forma convincente o mecanismo pelo qual o processo ocorreu.

A teoria de Darwin foi capaz de trazer uma grande revolução intelectual, simplesmente porque o mecanismo de evolução apresentado por ele era tão convincente que não deixava espaço para qualquer tipo de dúvida científica. Particularmente importante na gênese das idéias de Darwin foram as experiências durante uma estadia de cinco semanas nas ilhas Galápagos, um arquipélago localizado em águas equatoriais a cerca de 950 quilômetros a oeste da América do Sul (Fig. 9.2). Neste local, Darwin fez duas observações importantes. Primeiramente, ele notou que as plantas e animais encontrados nas ilhas, embora distintos, eram muito similares àqueles encontrados no continente sul-americano. Se cada tipo de planta e animal havia sido criado separadamente e era imutável como se acreditava naquela época, por que então as plantas e os animais de Galápagos não eram semelhantes àqueles da África, por exemplo, ao invés de assemelharem-se aos da América do Sul? Ou então, por que não se tratavam de formas exclusivas, diferentes de quaisquer outras existentes em outros lugares da Terra? Em segundo lugar, pessoas familiarizadas com os organismos das ilhas lhe mostraram variações que ocorriam de ilha para ilha em organismos nativos, como, por exemplo, as tartarugas gigantes. Os marinheiros que capturavam tais tartarugas a bordo, mantendo-as vivas como fontes de carne fresca durante suas viagens, eram capazes de reconhecer de qual ilha uma determinada tartaruga vinha, simplesmente observan-



9.2
As ilhas Galápagos são um pequeno grupo de ilhas vulcânicas a cerca de 950 quilômetros da costa do Equador. Desde que surgiram (cerca de alguns milhões de anos atrás), elas têm sido colonizadas de tempos em tempos por plantas e animais que viajaram acidentalmente levados do continente para as ilhas pelo vento ou pela água. Alguns destes organismos conseguiram sobreviver, reproduziram-se e adaptaram-se a estas ilhas isoladas.

do sua aparência. Se as tartarugas de Galápagos tivessem sido criadas especialmente, por que então não eram todas parecidas?

Darwin começou a questionar se todas as tartarugas e outros animais estranhos das ilhas Galápagos poderiam ter-se originado em épocas diferentes a partir de organismos que existiram no continente sul-americano. Ao alcançar este arquipélago remoto, tais organismos poderiam ter-se dispersado lentamente de ilha para ilha, modificando-se pouco a pouco em resposta às condições locais, eventualmente transformando-se em raças distintas que poderiam ser facilmente diferenciadas por um observador humano.

Em 1838, após retornar de sua viagem histórica, Darwin leu um livro intitulado *Ensaio sobre os Princípios de População*, escrito por Thomas Malthus, um clérigo inglês. Publicado em 1798, 11 anos antes do nascimento de Darwin, o livro fazia uma advertência antecipada sobre o crescimento explosivo da população humana. Darwin observou que o raciocínio de Malthus era teoricamente correto, não somente para a população humana, mas também para todas as outras populações de organismos. Por exemplo, um casal de elefantes — que têm a menor taxa de reprodução de todos os animais — poderia originar uma população de cerca de 19 milhões de indivíduos em 750 anos, se toda a sua descendência pudesse sobreviver o tempo suficiente para reproduzir-se. Apesar disto, o número de elefantes na Terra permanece relativamente constante, e onde havia dois indivíduos há 750 anos, existem hoje, em geral, os mesmos dois indivíduos. Porém, qual o fator que determina, dos possíveis 19 milhões de elefantes, quais os dois descendentes que devem sobreviver?

Em 1842, quando tinha 33 anos, Darwin escreveu seus argumentos gerais para a evolução através da seleção natural, continuando a acrescentar argumentos e a melhorar seu manuscrito durante muitos anos. O descobrimento independente destes mesmos princípios por outro naturalista inglês, Alfred Russel Wallace (1823-1913), que enviou a Darwin um ensaio sobre o assunto em 1858, induziu Darwin finalmente a publicar seu livro *A Origem das Espécies através da Seleção Natural,* ou a *Preservação de Raças Favorecidas na Luta pela Vida.* Seu trabalho foi publicado em 1859 e imediatamente reconhecido como um dos livros mais influentes e importantes de todos os tempos.

Em seu livro, Darwin descreveu o processo pelo qual uma linhagem sobrevivente era escolhida por **seleção natural**, apresentando extensas evidências de que este mecanismo é a forma principal pela qual a evolução ocorre. Ele comparou seleção natural a **seleção artificial,** o processo pelo qual os melhoristas de plantas e animais domesticados modificam deliberadamente as características das raças nas quais estão interessados, o que é feito permitindo-se que apenas indivíduos com características desejáveis procriem. Darwin reconheceu que organismos selvagens também são variáveis. Alguns indivíduos têm características que os tornam capazes de produzir uma descendência maior do que os outros, sob condições ambientais propícias, tornando-se conseqüentemente mais numerosos na população do que indivíduos que produzem uma progenia menor. A longo prazo, esta tendência pode resultar em uma produção lenta, mas estável, de mudanças nas características de populações. Este é o processo que leva à evolução.

Na seleção artificial, os criadores podem concentrar seus esforços em uma ou em poucas características de seu interesse, como tamanho do fruto ou peso do animal. *Na seleção natural,* porém, o organismo inteiro tem de estar "fisicamente apto" em relação ao meio ambiente em que vive ou, em outras palavras, todo o seu fenótipo está sujeito à *seleção natural.*

As mudanças evolucionárias que resultam na diferenciação da maioria dos organismos, como as plantas ou os fungos, obviamente requerem longos períodos de tempo. Não foi por coincidência que as idéias do geólogo inglês Charles Lyell, o qual postulava que a Terra era muito mais velha do que se pensava até então, influenciaram Darwin profundamente. Ao desenvolver sua teoria da evolução, Darwin necessitava de evidências da antigüidade da Terra para que houvesse tempo necessário para que ocorresse o desdobramento da diversidade dos organismos vivos. Os vários tipos distintos de fósseis que estavam sendo descobertos — fósseis que, quanto mais antigos, mais diferentes eram dos organismos viventes — também forneceram evidências importantes ao desenvolvimento da teoria da evolução. A ênfase de Darwin na seleção natural como o mecanismo primário pelo qual a evolução ocorre fez com que sua teoria fosse logo aceita pelos cientistas em geral. A fim de entender em termos genéticos como a evolução ocorre, é necessário, porém, primeiramente considerar-se a forma pela qual os genes se comportam em populações — assunto que trataremos a seguir.

O Comportamento dos Genes em Populações: A Lei de Hardy-Weinberg

No século 19, quando a maioria dos biólogos acreditava em algum tipo de herança por combinação (na qual se supunha que as características dos pais eram capazes de combinar-se na progenia), era difícil compreender por que características raras não se tornam diluídas, de forma a aparecer apenas eventualmente. Darwin era incapaz de resolver este problema, uma vez que em sua época sabia-se muito pouco a respeito dos mecanismos da hereditariedade. Até onde se sabe, ele não estava informado sobre os descobrimentos

de Mendel, uma vez que ele nunca se referiu a eles. De fato, não foi antes de 1900, 16 anos após a morte de Mendel, que os cientistas voltaram a dedicar-se aos estudos que ele iniciou.

Quando os primeiros geneticistas o fizeram, ficaram imediatamente intrigados pelo fato de que os genes dominantes não eliminavam os recessivos, que não se expressavam em indivíduos heterozigotos. Tal questão é notadamente importante para o entendimento da evolução, uma vez que é a variabilidade genética das populações que fornece a "matéria-prima" pela qual o processo da evolução opera. A resposta a esta questão, embora não tenha sido imediatamente óbvia, está no entendimento apropriado da natureza do gene. Os cálculos apropriados foram apresentados simultaneamente em 1908 por G. H. Hardy, um matemático inglês, e G. Weinberg, um médico alemão.

A **lei de Hardy-Weinberg**, como é hoje conhecida, afirma que numa população grande, na qual ocorre reprodução ao acaso, e na ausência de forças que mudem as proporções dos alelos (discutidas adiante), a proporção original de alelos dominantes para recessivos deverá ser mantida de geração para geração.

Considere-se, por exemplo, os alelos de um único gene, digamos um gene *A*. Suponha-se uma população na qual metade dos indivíduos são homozigotos *AA*, sendo a outra metade homozigota *aa* (o alelo alternativo). A Fig. 9.3 mostra que a proporção de indivíduos *AA* (ou *aa*, ou *Aa*) na terceira (ou na quarta, ou quinta) geração deverá, na média, ser a mesma que foi na segunda geração.

Para o estudo de genética de populações, o princípio de Hardy-Weinberg é geralmente expresso em termos algébricos, com as frações usadas na Fig. 9.3 expressas em decimais. Um dado gene pode ter dois, três ou mais alelos alternativamente presentes em um único locus, embora até agora se tenham considerado apenas situações nas quais havia só dois alelos. Quando este é o caso, a freqüência (p) do alelo dominante mais a freqüência (q) do alelo recessivo devem, juntas, ser iguais à freqüência do conjunto; $p + q = 1$. (A freqüência de um alelo é simplesmente a proporção daquele alelo em dada população em relação a todos os alelos do mesmo gene.) Isto equivale a dizer que se existem apenas dois alelos *A* e *a* para um determinado gene, e se metade (0,50) dos alelos no *pool* genético é *A*, então a outra metade deve ser *a*. Similarmente, se 99 de 100 (0,99) forem *A*, então apenas 1 de 100 (0,01) será *a*.

Como se podem então encontrar as proporções relativas dos indivíduos que são *AA*, *Aa* e *aa*? Estas proporções podem ser calculadas mantendo-se em mente que a freqüência de *A* é p e que a freqüência de *a* é q, multiplicando-se então a freqüência de *A* em machos pela de *A* em fêmeas (p^2), de *A* em machos pela de *a* em fêmeas (pq), de a em machos pela de *A* em fêmeas (pq) e de *a* em machos pela de *a* em fêmeas (q^2). A soma destas freqüências é $p^2 + 2pq + q^2$, que é igual, como você deve lembrar-se, ao teorema $(p + q)^2$, sendo que, uma vez que $p + q = 1$, então $(p + q)^2 = 1$. Então, se a metade do pool de genes é A e a outra metade é *a*, a proporção de *AA* (p^2) é 0,25, a proporção de *Aa* ($2pq$) é 0,50 e a proporção de aa (q^2) é 0,25.

$$\begin{aligned} p^2 + 2pq + q^2 &= (0{,}50)^2 + 2(0{,}50)(0{,}50) + (0{,}50)^2 \\ &= 0{,}25 + 2(0{,}25) + 0{,}25 \\ &= 0{,}25 + 0{,}50 + 0{,}25 \\ &= 1 \end{aligned}$$

Estas proporções estão de acordo com aquelas encontradas por Mendel na segunda geração (F_2) resultante do cruzamento entre indivíduos homozigotos dominantes (por exemplo *AA*) e homozigotos recessivos (*aa*). O que acontece, porém, nas gerações subseqüentes? Como pode ser visto na Fig. 9.4, as freqüências genotípicas permanecem constantes indefinidamente. De modo similar, a freqüência dos alelos permanece constante, sendo p (para o alelo *A*) = 0,5 e q (para o alelo *a*) = 0,5, de forma que a lei de Hardy-Weinberg pode ser vista como prevendo um estado de "equilíbrio genético".

Sabe-se que muitas populações não estão em um estado de equilíbrio, pois se assim o fosse, não deveria haver mudanças na representação de alelos individuais e conseqüentemente não haveria evolução. Quatro fatores operam para produzir desvios ao equilíbrio de Hardy-Weinberg.

Tamanho da População

A lei de Hardy-Weinberg funciona apenas quando existe uma população grande. Em uma população pequena, a perda casual de um ou mais genótipos individuais — por exemplo, por falta de cruzamento — pode levar à eliminação de um ou mais alelos da população.

Migração

Distorções adicionais são causadas por migração para dentro ou para fora de uma determinada população. Se indivíduos com características genéticas particulares se introduzem ou deixam uma população resultando em uma proporção diferente daquela em que estavam representados na população, as freqüências de determinados alelos deverão obviamente modificar-se. Migração — pela dispersão de sementes, por exemplo — é tão característica de plantas quanto o é em animais.

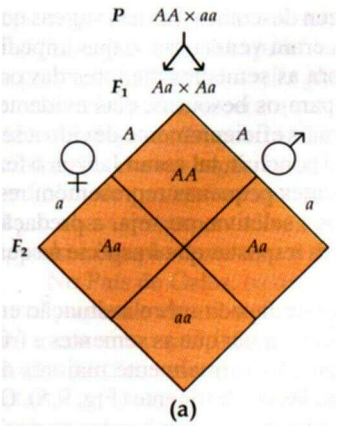
Mutação

Se um alelo de um determinado gene está mudando para uma outra forma alélica em uma taxa mais alta que a da mutação reversa, as freqüências dos alelos em questão na população obviamente deverão mudar.

Seleção

A seleção é um termo usado simplesmente para descrever a reprodução não casual de genótipos. Em qualquer população variável, alguns indivíduos deixam uma descendência maior do que outros. Como resultado disto, certos alelos tornam-se mais freqüentes na população, enquanto outros tornam-se menos freqüentes. A seleção é o fator principal que provoca desvios do equilíbrio de Hardy-Weinberg, sendo também a razão primordial das mudanças evolucionárias. As mutações são, obviamente, a base da variabilidade em populações, sendo que as mudanças nas populações ocorrem em resposta à ação da seleção, agindo sobre a variabilidade fornecida pelas mutações.

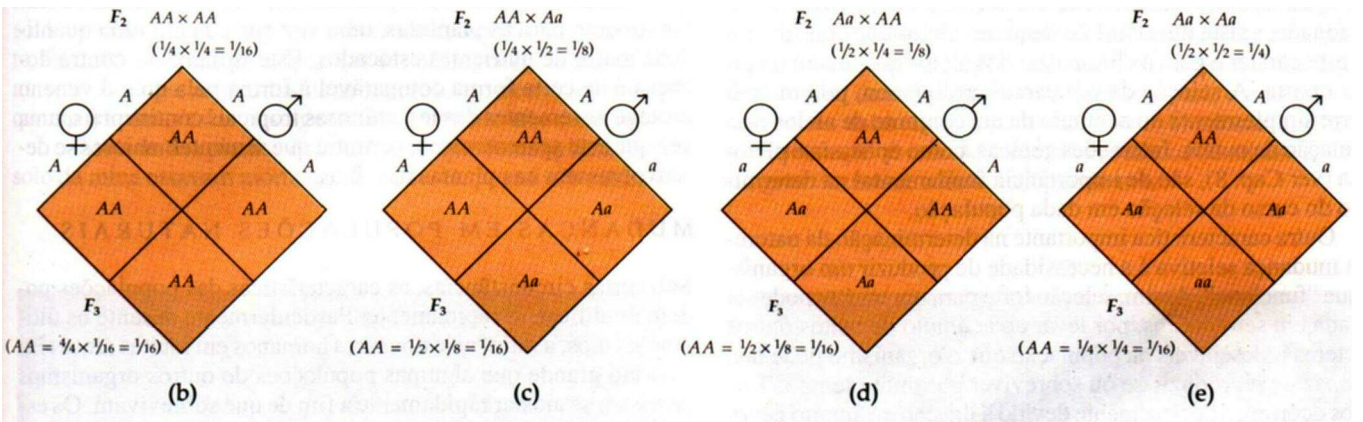
Embora a seleção seja às vezes considerada uma força criativa, é importante lembrar que ela é meramente uma descrição de eventos que já ocorreram. Quando a proporção de um certo alelo é mais alta em uma geração do que na geração anterior, costuma-se dizer, na ausência de uma explicação alternativa, que ocorreu seleção. A seleção, porém, não *causa* as mudanças que ocorrem. Através da eliminação contínua de certos alelos de uma população, sob um determinado conjunto de condições, a seleção *canaliza* os padrões de variação de caracteres, os quais decorrem de mutação e recombinação. Em conseqüência disto, nas gerações subseqüentes há uma representação proporcionalmente maior de indivíduos que podem sobreviver melhor sob certas

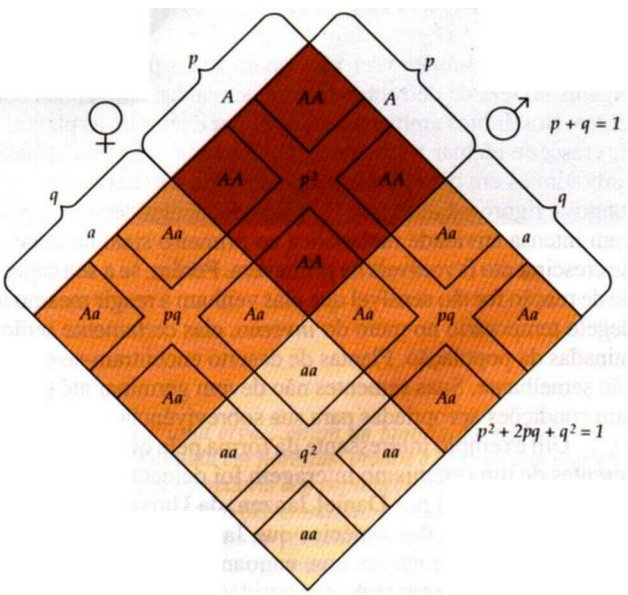


9.3

(a) *Quando duas populações, uma homozigota para um alelo dominante (AA) e uma homozigota para um alelo recessivo (aa), são cruzadas, toda a descendência da primeira geração (F_1) assemelha-se ao tipo parental dominante (Aa), embora seja heterozigota. Porém, quando a geração F_1 se entrecruza, a proporção (fenotípica) mendeliana 3:1 aparecerá na geração F_2, a qual, na média, deverá ser 1/4 AA, 1/2 Aa e 1/4 aa.*

Um cruzamento casual na geração F_2 resulta na seguinte probabilidade de produzir indivíduos AA na geração F_3; (b) *Se indivíduos AA são entrecruzados, as chances de produção do genótipo AA na descendência é de 4/4 (uma vez que toda a linhagem na geração F_3 seria AA); esse total deve ser multiplicado por 1/16 (uma vez que a probabilidade de AA cruzar-se com AA é de 1/4 × 1/4), decorrendo o resultado de 1/16.* (c) *Se AAs cruzam-se com Aas, as chances de produzirem AAs são 1/2 × 1/8, ou seja, 1/16.* (d) *Quando Aas cruzam-se com AAs, as chances de produção de AAs são novamente 1/16.* (e) *Se Aas entrecruzam-se, as chances de produzir AAs são novamente 1/16. Conseqüentemente, na primeira geração, os indivíduos AA na média são 1/16 + 1/16 + 1/16 + 1/16, ou seja, 1/4, que é o mesmo percentual encontrado na segunda geração. Em resumo, a recombinação sexual isolada não modifica as proporções dos diferentes alelos.*





9.4

Possíveis combinações de gametas em uma população formada por indivíduos AA, Aa e aa, ilustrando o princípio expressado pela lei de Hardy-Weinberg. A freqüência do alelo A é representada por p e do alelo a por q.

condições. Em ambientes incomuns ou marginais, genótipos anteriormente pouco representados podem, por influência de processo de seleção, ocorrer mais freqüentemente na população.

No caso de alelos recessivos deletérios, mesmo tratando-se de um alelo que causa a morte nos indivíduos homozigotos, quanto menor a freqüência do alelo na população, tanto menor deverá ser a ação da seleção contra ele. Tal relação ocorre porque a proporção de alelos recessivos em homozigose (o único estado no qual o alelo é objeto de seleção) diminui drasticamente à medida que a freqüência do alelo diminui na população. Em

resumo, quanto menor a freqüência de um alelo recessivo, menor a exposição deste à ação seletiva. À medida que a freqüência do alelo recessivo diminui, o progresso na direção de sua remoção da população também é desacelerado.

Respostas à Seleção

FATORES GENÉTICOS

A resposta de uma população à seleção é afetada pelos princípios da genética, discutidos no Cap. 8. Em geral, apenas o fenótipo está sendo selecionado, uma vez que é a relação entre o fenótipo e o meio ambiente que determina com quantos descendentes um indivíduo contribuirá na próxima geração. Uma vez que praticamente todas as características de organismos individuais são determinadas pelas interações de vários genes, indivíduos fenotipicamente similares podem ter genótipos muito diferentes.

Quando um determinado caráter, como a altura, é fortemente selecionado, existe um acúmulo daqueles alelos que contribuem para este caráter e para a eliminação dos alelos que atuam na direção oposta. A seleção de um caráter poligênico, porém, não decorre simplesmente do acúmulo de um conjunto de alelos e da eliminação de outros. Interações gênicas, como epistasia e pleiotropia (ver Cap. 8), são de importância fundamental na determinação do curso da seleção em dada população.

Outra característica importante na determinação da natureza da mudança seletiva é a necessidade de produzir um organismo que "funcione". Assim, seleção forte para um caráter pode ser limitada em seus efeitos, por levar ao acúmulo de tantos outros caracteres indesejáveis na população que o organismo pode não ser capaz de reproduzir-se ou sobreviver por muito tempo. Tais efeitos ocorrem principalmente devido à ligação no âmbito genotípico (ver Cap. 8).

FATORES FENOTÍPICOS

Outros tipos de limites à seleção são impostos pelo fato de que um organismo tem de defrontar-se com demandas ambientais conflitantes. Nos árduos ambientes alpinos, por exemplo, as plantas têm de crescer e efetuar fotossíntese rapidamente a fim de armazenar carboidratos em quantidade suficiente para sobreviver durante os longos e rigorosos invernos. Por outro lado, elas devem responder com intensa atividade metabólica ao primeiro sinal de condições de crescimento favoráveis na primavera. Porém, se a sua capacidade de reação for tão sensível que elas venham a reagir mesmo a um degelo temporário no meio do inverno, elas certamente serão eliminadas da população. Plantas de deserto encontram-se em situação semelhante. Suas sementes não devem germinar até que existam condições apropriadas para sua sobrevivência.

Um exemplo interessante da forma pela qual caracteres diferentes de um organismo interagem foi detectado na família da ervilha (Fabaceae) por Daniel Janzen, da Universidade da Pensilvânia. Algumas das espécies que Janzen estudou tinham sementes pequenas e numerosas, enquanto outras tinham sementes maiores, porém em menor quantidade. Sementes maiores são vantajosas, uma vez que fornecem um suplemento alimentar mais abundante para as plântulas recém-germinadas, sendo contudo mais facilmente predadas por insetos, especialmente por besouros da família Bruchidae. Tais besouros são freqüentemente tão abundantes que destroem toda a produção de sementes de uma espécie em dado ano, representando assim uma barreira extremamente rigorosa para a reprodução das plantas.

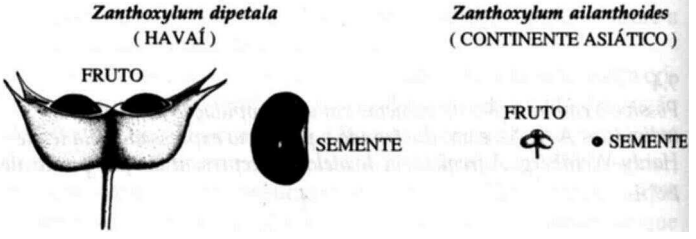
Em sua investigação, Janzen descobriu que nas vagens que tinham sementes grandes, estas eram venenosas, o que impedia a predação por besouros. Embora as sementes menores das outras espécies fossem atraentes para os besouros, elas evidentemente escapavam da predação mais eficientemente devido a seu tamanho. Desta forma é razoável concluir, tal como Janzen o fez, que sementes venenosas e sementes pequenas representem respostas alternativas à mesma força seletiva, ou seja, a predação por besouros, permitindo ambas as respostas que a espécie na qual ela evoluiu sobreviva.

À luz da explicação lógica de Janzen sobre a situação em leguminosas tropicais, é interessante notar que as sementes e frutos de plantas em ilhas oceânicas são normalmente maiores do que aquelas de espécies relacionadas do continente (Fig. 9.5). Os tipos de doenças que atacam as plantas nos continentes normalmente estão ausentes nas ilhas. Parece provável que este fenômeno proporcione a oportunidade para as plantas de produzir frutos e sementes maiores, assegurando um melhor início de desenvolvimento para as plântulas, uma vez que contêm uma quantidade maior de nutrientes estocados. Este isolamento contra doenças é de certa forma comparável à forma pela qual o veneno protege as sementes das leguminosas tropicais continentais, uma vez que este aparentemente permitiu que sementes maiores se desenvolvessem nas plantas das ilhas.

MUDANÇAS EM POPULAÇÕES NATURAIS

Sob certas circunstâncias, as características das populações podem modificar-se rapidamente. Particularmente durante os últimos séculos, a influência dos seres humanos em muitas áreas tem sido tão grande que algumas populações de outros organismos precisam se ajustar rapidamente a fim de que sobrevivam. Os estudiosos da evolução têm estado especialmente interessados nesses exemplos de mudanças rápidas, uma vez que os princípios envolvidos são supostamente os mesmos que governam as mudanças nas populações em geral.

Um estudo foi efetuado em um pasto na cidade de Maryland. O pasto havia há muito sido dividido em duas porções, sendo que em uma das quais se permitia a pastagem do gado e em outra esta não era efetuada. As plantas na porção do pasto em que se praticava a pastagem eram muito menores que as existentes na porção onde a pastagem não ocorria. Tais diferenças poderiam naturalmente decorrer diretamente do efeito da pastagem. Porém, quando algumas plantas foram removidas da parte em que se praticava a pastagem, sendo replantadas em um solo adequado, descobriu-se que algumas das diferenças eram gene-



9.5
As espécies insulares, isoladas de seus inimigos naturais, são freqüentemente capazes de produzir frutos e sementes maiores. Aqui são mostradas duas espécies de Zanthoxylum, *membros da família das frutas cítricas (Rutaceae), um deles encontrado no Havaí e o outro no continente asiático.*

ticamente determinadas. Assim, as plantas do trevo-branco (*Trifolium repens*), do capim azul de Kentucky (*Poa pratensis*) e a grama de pomar (*Dactylis glomerata*), da parte onde a pastagem ocorria, permaneceram menores do que aquelas da região onde a pastagem não ocorria. Isto levou à dedução que as plantas menores dessas espécies estavam em vantagem seletiva sob condições de pastoreio e que os alelos responsáveis pela baixa estatura haviam aumentado na porção pastorada do terreno. Um segundo exemplo deste tipo é ilustrado na Fig. 9.6.

No País de Gales, os depósitos e os paióis em torno de algumas minas de chumbo abandonadas são ricos em chumbo (até 1%) e em zinco (até 0,03%) — substâncias que são altamente tóxicas para a maioria das plantas. Devido à presença desses metais, tais locais ficam quase totalmente desprovidos de plantas. Ao observar que uma espécie de gramínea, a *Agrostis tenuis*, colonizava o solo destas minas, os cientistas coletaram estas plantas e outras crescendo em pastagens nas imediações e as cultivaram tanto em solo normal, como também em solo da mina. No solo normal as plantas de *Agrostis* cresceram mais vagarosamente, ficando menores que as plantas das pastagens. Por outro lado, no solo da mina, as plantas da mina cresciam normalmente, enquanto as plantas das pastagens simplesmente não cresciam.

Metade das plantas das pastagens que foram plantadas no solo da mina estavam mortas em três meses, possuindo raízes deformadas que raramente ultrapassavam os dois milímetros de comprimento. Porém, algumas poucas plantas das pastagens (3 de uma amostra de 60) mostraram possuir alguma resistência aos efeitos do solo rico em metal. Estas eram sem dúvida geneticamente similares às plantas originalmente selecionadas no desenvolvimento da raça de *Agrostis* resistente ao chumbo. A mina não possuía mais de 100 anos, o que significa que a raça resistente havia se desenvolvido neste período muito curto de tempo. As plantas geneticamente resistentes foram selecionadas a partir das plantas geneticamente variáveis encontradas nos habitats adjacentes, tendo-se então constituído uma raça distinta através da ação da seleção natural.

A REPRODUÇÃO SEXUAL E A EVOLUÇÃO

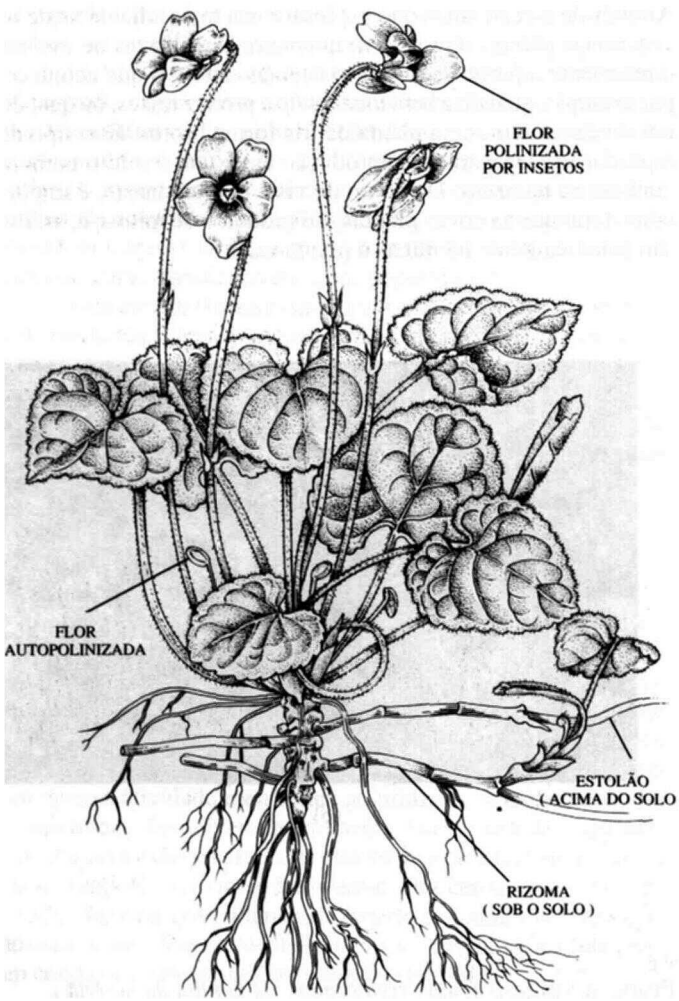
Através de mecanismos que exploraremos mais adiante neste livro, novas plantas têm sido freqüentemente capazes de evoluir diretamente a partir de outras existentes. Isto é o que acontece, por exemplo, quando a hera toca o solo e produz raízes, ou quando um crisântemo ou uma planta de íris forma brotos. Este tipo de reprodução, denominada reprodução assexual, é muito comum também na natureza. Do ponto de vista evolucionário, é importante notar que as novas plantas são produtos de mitose e, assim, são geneticamente idênticas à planta-mãe.

(a)

(b)

9.6
Prunella vulgaris *é uma erva comum da família da hortelã (Labiatae), muito difundida em florestas, prados e campos das regiões temperadas do planeta. A maioria das populações consiste em plantas eretas, como as mostradas em* (a), *crescendo em campos gramados abertos por várias regiões frias do planeta. Todavia, populações encontradas em prados consistem sempre em plantas prostradas, como as mostradas em* (b), *originárias de Bekerley, na Califórnia. Plantas eretas de* P. vulgaris *não podem sobreviver em prados, pois são danificadas pelas constantes ceifas e não têm a capacidade de desenvolver ramos curtos a partir da base, o que seria necessário para a sobrevivência. Quando as plantas do prado são cultivadas em canteiros experimentais, algumas permanecem prostradas, enquanto outras crescem de forma ereta. O hábito prostrado é determinado geneticamente no primeiro grupo e ambientalmente no segundo grupo.*

Vários tipos de plantas reproduzem-se tanto sexual como assexualmente, de modo que alguns indivíduos são produzidos como resultado de recombinação, enquanto outros são resultado de divisões mitóticas (Fig. 9.7). Uma vez que estes últimos indivíduos são geneticamente idênticos a seus pais, eles podem expandir-se localmente, se os seus genótipos forem especialmente favorecidos em um determinado habitat. Porém, na falta de recombinação e de variabilidade genética, tais indivíduos não são capazes de se ajustarem prontamente a novas condições, como as plantas da mesma espécie que se reproduzem sexualmente o fariam. Reprodução sexual foi portanto uma característica das primeiras plantas, enquanto reprodução assexual é, em todos os casos, derivada secundariamente da primeira.



9.7.
As violetas reproduzem-se tanto sexual como assexualmente. Suas grandes flores sofrem polinização cruzada através de insetos e as sementes podem ser carregadas por longas distâncias da planta-mãe por formigas. As flores menores, mais próximas do solo, sofrem autopolinização e nunca se abrem. Sementes destas flores caem ao lado da planta-mãe e produzem plantas que são geneticamente similares ao progenitor. Presumivelmente tais plantas são (na média) mais capazes de crescer de forma bem-sucedida ao lado da planta-mãe. Trata-se, em ambos os casos, de reprodução sexual envolvendo combinação genética. Reprodução assexual em violetas ocorre quando brotos projetados horizontalmente (sejam estolões ou rizomas) produzem novos indivíduos idênticos à planta-mãe.

A Divergência entre as Populações

O mundo é física e biologicamente complexo, sendo que espécies individuais de plantas têm quase sempre distribuição descontínua. Seus próprios habitats são certamente descontínuos, sejam eles lagos, rios, topos de montanhas ou determinado tipo de solo. Considerando-se esta observação, o movimento dos alelos entre populações separadas é mais ou menos limitado, podendo então as populações responder de formas diferentes à pressão seletiva de suas situações locais. Embora o *fluxo gênico* (movimento de alelos de uma população para outra como conseqüência da migração de indivíduos) normal possa providenciar uma fonte de variabilidade para uma população distante, ele é incapaz de impedir os efeitos de forças seletivas normais.

As distâncias necessárias para isolar populações de modo efetivo variam com a forma de dispersão das espécies de plantas envolvidas, sendo tais distâncias freqüentemente bastante pequenas. Para vários tipos de plantas de clima temperado polinizadas por insetos, basta um espaço de 300 metros para isolar efetivamente duas populações. Raramente mais de 1% do pólen provindo de tal distância deverá alcançar um determinado indivíduo. Em plantas cujo pólen é disperso pelo vento, apenas uma pequena quantidade alcança mais de 50 m de distância da planta-mãe, sob condições normais. A chance de que o pólen de tal planta alcance um estigma receptivo de uma planta mais distante decresce rapidamente com o aumento da distância. Isto não significa que dois pinheiros separados por mais de 50 metros não possam ter contato genético, mas sim que o tipo de progênie que cada um produz será muito mais afetado pelas demandas de seu ambiente local do que por alelos introduzidos de locais distantes.

Quaisquer duas populações separadas divergem entre si por estarem respondendo a forças seletivas diferentes. Se tornarem a entrar em contato, podem fundir-se reprodutivamente, ou as diferenças acumuladas entre elas podem levar a certo grau de isolamento genético. Isolamento genético ou reprodutivo pode surgir de maneiras diversas, como discutiremos neste capítulo.

VARIAÇÃO ECOTÍPICA E CLINAL

A plasticidade de desenvolvimento é a tendência que indivíduos têm de variar em determinado espaço de tempo, em resposta a condições ambientais diferentes ou, para organismos geneticamente idênticos, a ocorrência de resposta diferenciada para determinados estímulos ambientais. Tal plasticidade é muito mais desenvolvida em plantas que em animais, pois o sistema aberto de crescimento, que é característico das plantas, pode ser modificado mais facilmente e de maneiras variadas, produzindo notáveis diferenças na forma pela qual um determinado genótipo é expressado.

Os fatores ambientais, como é de conhecimento de todos os agricultores, podem causar diferenças profundas nos fenótipos de várias espécies de plantas. Por exemplo, folhas que se desenvolvem na sombra têm espessura mais fina e superfície maior do que aquelas que se desenvolvem no sol. Tais diferenças impressionaram de tal forma os primeiros botânicos que eles não estavam certos se as diferenças entre populações de plantas crescendo em habitats diferentes eram geneticamente determinadas ou se simplesmente resultavam diretamente de fatores ambientais diversos.

Esta questão foi testada experimentalmente pela primeira vez na década de 20 pelo botânico sueco Göte Turesson, o qual transplantou para seus canteiros experimentais membros de populações distintas de certas espécies de plantas do sul da Suécia.

Na grande maioria das 31 espécies investigadas por ele, as diferenças observadas nos habitats originais eram geneticamente controladas. As diversas espécies de plantas mantiveram suas diferenças, independentemente dos habitats em que cresciam. Em muito poucas espécies, as diferenças observadas eram o resultado da ação direta do ambiente, sendo afetadas por mudanças no habitat. As diferenças na estatura das plantas, época de floração, cor das folhas etc. eram usualmente controladas geneticamente. Turesson denominou tais raças genéticas diferenciadas em relação a certos habitats de **ecótipos**.

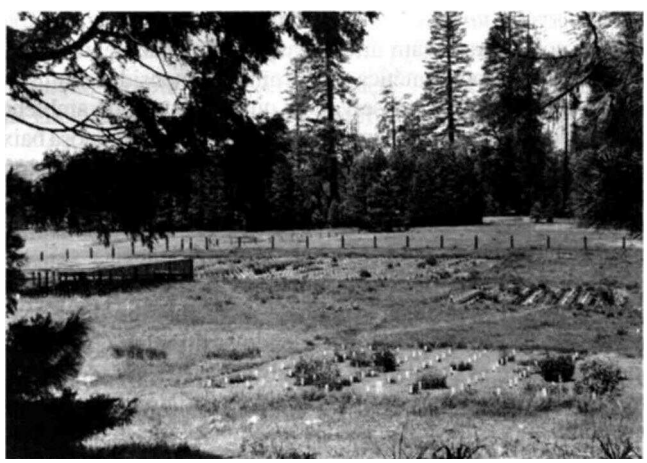
De particular interesse no estudo dos ecótipos é o trabalho de Jens Clausen, David Keck e William Hiesey, efetuado na Califórnia sob o patrocínio da Carnegie Institution de Washington, no Departamento de Biologia Vegetal em Stanford, na Califórnia. Estes cientistas trabalharam experimentalmente com várias espécies de plantas do oeste dos Estados Unidos, estabelecendo canteiros experimentais em três localidades na Califórnia: (1) Stanford, próximo ao nível do mar, com invernos predominantemente chuvosos; (2) Mather, na escarpa oeste de Sierra Nevada, a cerca de 1.400 metros de altitude, com invernos frios, neve abundante e verões quentes e secos; e (3) Timberline, próximo à região mais alta de Sierra Nevada, grosseiramente à mesma latitude que as outras duas estações, porém a 3.050 metros de altitude, com invernos muito frios, neve muito abundante e verões curtos, frescos e relativamente secos (Fig. 9.8). Trabalhando principalmente com plantas que fossem capazes de propagar-se assexuadamente, de modo que indivíduos geneticamente idênticos pudessem ser cultivados nos três locais, Clausen e seus colaboradores ampliaram as experiências de Turesson.

Uma vez que os habitats do oeste norte-americano são mais claramente distintos do que aqueles estudados por Turesson no sul da Suécia, não é surpreendente que tantas espécies de plantas do oeste dos Estados Unidos tenham ecótipos bem definidos. Uma das espécies estudadas pelo grupo de Carnegie foi a erva perene *Potentilla glandulosa*, um parente próximo do morango (*Fragaria*), a qual distribui-se por um amplo espectro de zonas climáticas na Califórnia, ocorrendo populações nativas proximamente à cada uma das três estações experimentais acima mencionadas.

Quando exemplares de *P. glandulosa* de localidades diferentes foram cultivados lado a lado em canteiros experimentais das três estações citadas, um número de diferenças ecotípicas entre as linhagens originais tornou-se aparente. Parecia existir quatro ecótipos distintos de *P. glandulosa*, cada qual com caracteres morfológicos que estavam fortemente relacionados a respostas fisiológicas particulares, críticas para a sobrevivência do ecótipo em seu ambiente nativo.

Por exemplo, o ecótipo "Área Costeira" consiste em plantas que crescem ativamente tanto no inverno como no verão quando cultivadas em Stanford, sua localidade nativa. Plantas pertencentes a este ecótipo sobreviveram também em Mather, fora de sua área nativa, mesmo tendo sido sujeitas a cerca de cinco meses de inverno rigoroso. Nesta região, as plantas entraram em dormência no inverno, armazenando porém uma quantidade suficiente de nutrientes durante o restante do ano, o que as sustentou nesta longa estação desfavorável. Em Timberline, as plantas do ecótipo "Área Costeira" morreram quase invariavelmente durante o primeiro inverno, uma vez que a curta estação de crescimento a esta elevada altitude não permitiu que armazenassem nutrientes em

(a)



(b)

(c)

9.8
Os canteiros experimentais da Carnegie Institution, todos na parte central da Califórnia e com aproximadamente a mesma latitude. (a) *Stanford, próximo ao nível do mar;* (b) *Mather, na parte central de Sierra Nevada, a cerca de 1.400 metros de altitude; e* (c) *Timberline, a 3.050 metros de altitude.*

quantidade necessária para que sobrevivessem ao longo inverno. Outras plantas que ocorrem na faixa costeira da Califórnia apresentam ecótipos com respostas fisiológicas comparáveis a *P. glandulosa*. De fato, raças de plantas não relacionadas que ocorrem naturalmente juntas em um determinado local são com freqüência fisiologicamente mais similares entre si do que o são com outros ecótipos da própria espécie.

As características fisiológicas e morfológicas de ecótipos, como em *P. glandulosa*, têm usualmente uma base genética complexa, envolvendo dúzias (ou, em alguns casos, até centenas) de genes. Ecótipos claramente bem definidos são característicos de certas regiões, como o oeste dos Estados Unidos, onde as divergências entre habitats adjacentes são também claramente definidas. Por outro lado, quando o ambiente apresenta alterações graduais de um habitat para outro, as características das plantas que ocorrem na região também o fazem. Tais padrões de mudanças graduais nas características de certas populações de uma espécie denominam-se **clines**.

Clines são freqüentemente observados em organismos marinhos, uma vez que a temperatura neste ambiente sobe ou desce muito gradualmente com as mudanças de latitude. Também são característicos de organismos que ocorrem em áreas do leste dos Estados Unidos onde os gradientes pluviométricos permanecem semelhantes por extensões de vários milhares de quilômetros. Quando populações vegetais são coletadas ao longo de um cline, a intensidade das diferenças observáveis são proporcionais à distância entre as populações.

DIFERENCIAÇÃO FISIOLÓGICA

A fim de entender por que certos ecótipos expressam-se em determinados habitats, temos que entender a base fisiológica de sua diferenciação ecotípica. Por exemplo, raças escandinavas da composta *Solidago virgaurea* de habitats sombreados e de habitats expostos à luz solar apresentam diferenças experimentalmente testadas em sua resposta fotossintética a determinada intensidade luminosa durante o crescimento. Observou-se que as plantas de ambientes sombreados cresciam rapidamente sob intensidade luminosa baixa, ao passo que sua taxa de crescimento era retardada quando expostas à luz intensa. Em contraste, as plantas de habitats expostos à luz cresciam rapidamente sob condições de alta intensidade luminosa e muito menos quando expostas a baixos níveis de luz.

Em outra experiência, populações alpinas da erva *Oxyria digyna** foram estudadas, usando-se raças distribuídas por um enorme gradiente latitudinal, estendendo-se do sul da Groenlândia e do Alaska até as montanhas da Califórnia e Colorado. Plantas das populações do norte tinham mais clorofila em suas folhas, bem como apresentavam em todas as temperaturas taxas de respiração mais altas que as plantas do sul. Plantas de altitude elevada, do limite sul da espécie, efetuavam fotossíntese mais eficientemente em intensidades luminosas mais altas do que plantas do limite norte. Assim sendo, as respectivas raças funcionavam melhor em seus respectivos habitats, caracterizados, por exemplo, pela alta intensidade de luz em habitats montanhosos, ao contrário de baixa intensidade luminosa no norte, e assim por diante. A ocorrência de *O. digyna* ao longo de uma área compreendendo condições ecológicas divergentes é possível, em parte, graças a diferenças no potencial metabólico das suas populações.

*N.T.: Uma espécie da família Polygonaceae.

ISOLAMENTO REPRODUTIVO

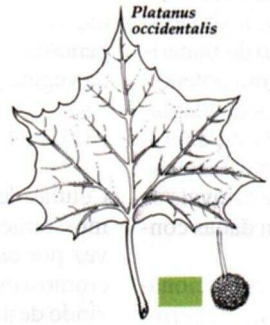
Uma população de plantas tende a responder à seleção como uma unidade integrada. À medida que populações individuais diferenciam-se mais e mais umas das outras, as características que originalmente permitiam que estas populações hibridizassem podem modificar-se juntamente com características de importância mais imediata — as quais permitem um crescimento bem-sucedido no habitat atual. Por esta razão, plantas de populações distantes podem ser incapazes de produzir híbridos (híbridos são a descendência resultante do cruzamento de pais geneticamente dissimilares) ou, se o forem, os híbridos podem não ser férteis. Em geral, quanto maior a diferença na aparência das espécies de duas populações, menor é a possibilidade de que sejam capazes de formar híbridos.

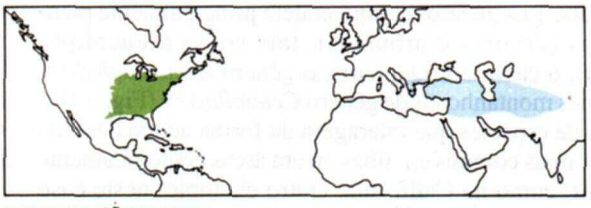
Quando duas populações tornam-se reprodutivamente isoladas — sem a capacidade de produzir híbridos férteis — não possuem nenhum efeito sobre a evolução subseqüente de cada população, pelo menos no sentido genético. Tal isolamento é, por conseguinte, uma das etapas mais importantes na divergência evolutiva de populações e na formação de novas espécies.

O isolamento reprodutivo tem sido freqüentemente usado como uma base para a definição da categoria de *espécie*. Esse critério não é, porém, aplicável em geral, uma vez que em alguns grupos de plantas espécies ecologicamente distintas e de aspecto muito diferente — particularmente em grupos de plantas com sobrevida longa, como árvores e arbustos — podem formar híbridos férteis. Por outro lado, híbridos entre espécies de plantas herbáceas são freqüentemente estéreis ou podem ocorrer apenas com dificuldade. Em tais plantas de vida curta, sejam perenes ou anuais, mesmo populações individuais podem estar reprodutivamente isoladas. Devido a estas diferenças, torna-se claro que o isolamento reprodutivo não é uma característica de todas as espécies vegetais, devendo-se então evitar a utilização exclusiva deste critério para definir espécies de plantas em geral.

Quando sujeitas a pressões seletivas similares, populações de plantas com ciclo de vida anual aparentemente modificam-se mais rapidamente do que populações de plantas de vida longa. A velocidade com a qual as características de ervas anuais se modificam parece estar relacionada ao tipo de ciclo vital, decorrendo em diferenças intrínsecas de tais populações de ervas anuais, bem como de outras plantas com ciclo vital curto. Em áreas onde ervas anuais podem crescer de forma bem-sucedida, como nos desertos ou regiões de verão seco (na Califórnia, por exemplo), elas podem constituir um terço ou mais do número de espécies presente.

Aditivamente à esterilidade dos híbridos e à incapacidade de hibridizar, há uma série de fatores que fazem com que espécies distintas de plantas sejam mantidas, mesmo que estas ocorram na mesma localidade. Alguns fatores impedem primordialmente a formação de híbridos. Por exemplo, duas espécies de plantas capazes de formar híbridos férteis podem ocorrer tanto na mesma área, como em habitats diferentes. No leste dos Estados Unidos pode-se encontrar o carvalho-escarlate (*Quercus coccinea*) crescendo numa vasta área juntamente com o carvalho negro (*Q. velutina*), sendo que ambas as espécies, as quais são polinizadas pelo vento, formam híbridos férteis em cultivo. Todavia, híbridos entre estas duas espécies são raros na natureza. Em geral os carvalhos-escarlates são encontrados em áreas relativamente úmidas, baixas e com solos ácidos, enquanto os carvalhos-negros são encontrados em locais secos e bem drenados. Apenas quando o ambiente é perturbado — como por exemplo





9.9
Os plátanos (Platanus) *oferecem exemplos de populações bem diferenciadas que mantiveram a capacidade de hibridizar. As espécies modernas deste antigo gênero têm sido mantidas isoladas umas das outras por no mínimo 50 milhões de anos em locais amplamente dispersos. Um deles, o plátano oriental* (P. orientalis), *é nativo da região leste do mediterrâneo até o Himalaia. Esta linda árvore tem sido amplamente cultivada no sul da Europa desde o tempo dos romanos, não sendo porém capaz de crescer no norte europeu, longe da influência climática moderada do mar. Após a descoberta das Américas, uma das espécies norte-americanas,* P. occidentalis, *foi levada para cultivo em locais mais frios do norte europeu, onde floresceu. Em meados de 1670, estas duas espécies tão diferentes hibridizaram espontaneamente em local onde eram cultivadas juntas na Inglaterra, produzindo uma espécie intermediária e totalmente fértil, o plátano de Londres,* Platanus × hybrida. *Este híbrido, capaz de crescer em regiões com invernos rigorosos, é hoje cultivado como árvore ornamental em várias regiões temperadas do mundo.*

através de queimadas ou corte de árvores — é que os híbridos tornam-se mais comuns, aparentemente devido ao surgimento de novos tipos de habitats aos quais alguns indivíduos híbridos podem adaptar-se de forma mais bem-sucedida que seus ancestrais.

Entre outros mecanismos que impedem a formação de híbridos entre espécies que ocorrem juntas, estão as diferenças na época de floração. Se duas espécies não florescem conjuntamente, elas encontram-se impedidas de hibridizar naturalmente, mesmo crescendo lado a lado. Uma outra possibilidade é que as espécies sejam polinizadas por tipos diferentes de insetos ou de outros animais, podendo o pólen apenas raramente ser transferido entre elas. A hibridização apenas pode ocorrer caso o agente polinizador se engane, visitando conseqüentemente a flor errada.

GRUPOS DE ESPÉCIES

Os processos evolucionários que estivemos discutindo resultam na produção de grupos de espécies relacionadas em várias áreas geográficas diferentes. Os grupos de espécies de animais do arquipélago de Galápagos, especialmente as tartarugas, anteriormente mencionadas, e determinados pássaros* são famosos devido ao seu papel no desenvolvimento da teoria da evolução de Darwin. O desenvolvimento de tais padrões é conhecido como **radiação adaptativa**. (Ver "Radiação Adaptativa em Compostas Havaianas", adiante, neste capítulo).

A diferenciação em ilhas é particularmente notável, uma vez que na ausência de competição os organismos parecem mais propensos a produzir formas que são extremamente incomuns em comparação com as espécies relacionadas que ocorrem nos continentes. Nas ilhas, as características de plantas e animais podem modificar-se mais rapidamente do que nos continentes, havendo expressão de caracteres não observados em outras localidades. Tais grupos de espécies também podem obviamente surgir em regiões continentais, podendo decorrer também neste caso em notável diferenciação.

O Papel Evolutivo da Hibridização

Mesmo se espécies hibridizam apenas raramente na natureza, os híbridos produzidos podem ser importantes devido à maneira pela qual tais híbridos recombinam as características de seus ancestrais. O ambiente pode modificar-se repetidamente, sendo que indivíduos de origem híbrida contêm freqüentemente combinações genéticas novas mais apropriadas ao novo ambiente que os tipos paternos, podendo tais híbridos possuir capacidade de colonizar habitats onde nenhum dos ancestrais poderia crescer.

Quando os habitats dos tipos paternos são nitidamente distintos, distribuindo-se, porém, na mesma região geográfica (como no caso do carvalho-escarlate e do carvalho-negro), pode haver

*N.T.: O autor se refere a "*finches*" que é o termo em inglês para pequenos pássaros da família Fringillidae, com bico curto e forte, capaz de fender sementes, grupo ao qual pertencem os canários e os cardeais.

pouca possibilidade de estabelecimento de híbridos, mas onde os habitats sobrepõem-se ou onde são perturbados, a situação pode ser muito diferente. Neste caso, a recombinação do material genético das duas espécies diferenciadas pode ter um potencial mais adequado para a produção de descendência bem adaptada, o que poderia não ocorrer tão facilmente através de alterações isoladas dentro de cada população (Fig. 9.9). As características de uma população de híbridos podem tornar-se estáveis se estes forem melhor adaptados que seus ancestrais em dadas condições ambientais.

Hibridização entre espécies é um mecanismo evolucionário importante em muitos grupos de plantas. Em alguns gêneros, a recombinação do material genético entre espécies parece surgir através do desenvolvimento de novas espécies que crescem em vários habitats. Tais gêneros compreendem principalmente plantas lenhosas (árvores e arbustos), tais como o eucalipto (*Eucalyptus*), o carvalho (*Quercus*), o gênero *Arctostaphylos** e os espécimes montanhosos de gênero *Ceanothus*** (Fig. 9.10). Tais grupos de espécies que interagem da forma acima descrita tendem a ser mais comuns em ilhas ou em áreas ecologicamente contrastantes, como na Califórnia. Outro exemplo, neste caso envolvendo agentes polinizadores, é mostrado na Fig. 9.11.

O estabelecimento e a estabilização de populações de híbridos depende de sua fertilidade. Mesmo que os híbridos sejam estéreis, eles podem ser capazes de propagar-se assexualmente ou reconquistar a fertilidade através de poliploidia.

REPRODUÇÃO ASSEXUAL EM HÍBRIDOS

Mesmo híbridos estéreis podem dispersar-se de forma bem-sucedida se forem capazes de reproduzir-se assexuadamente (Fig. 9.12). Em alguns grupos de plantas, reprodução sexual pode freqüentemente estar combinada com reprodução assexual, de forma que a recombinação ocorra, podendo porém genótipos bem-sucedidos ser multiplicados com exatidão (ver Fig. 9.7).

Um exemplo notável de tal sistema observa-se no capim azul de Kentucky, a gramínea *Poa pratensis,* extremamente variável, ocorrendo de uma extremidade a outra das porções frias do hemisfério norte. Hibridização ocasional entre várias séries de espécies relacionadas levou à produção de centenas de raças distintas desta gramínea, cada qual caracterizada por um tipo de reprodução vegetativa denominada **apomixia**, no qual as sementes são formadas, porém os embriões são produzidos assexualmente pela planta-mãe, sendo portanto idênticos a esta. Em espécies apomíticas, ou em outras espécies nas quais a reprodução vegetativa é bem desenvolvida, as linhagens individuais podem ser particularmente bem-sucedidas em habitats específicos. Em adição, quando tais linhagens se propagam vegetativamente, não requerem fecundação cruzada (polinização cruzada entre indivíduos da mesma espécie), o que pode ser vantajoso sob certas circunstâncias, como por exemplo em locais com altitude elevada onde a polinização por insetos pode ser incerta.

As centenas de espécies do gênero *Crataegus* e do gênero *Rubus* (framboesa), ambos da família das Rosaceae, encontrados a leste dos Estados Unidos e regiões vizinhas no Canadá, são derivados apomíticos de grupos de espécies nas quais híbridos ocasionais ocorrem. Para estes gêneros, a extensa destruição de florestas e de outros habitats naturais por seres humanos resultou em condições favoráveis para o estabelecimento de novos genótipos, os quais poderiam não ser capazes de estabelecer-se na vegetação natural original.

POLIPLOIDIA

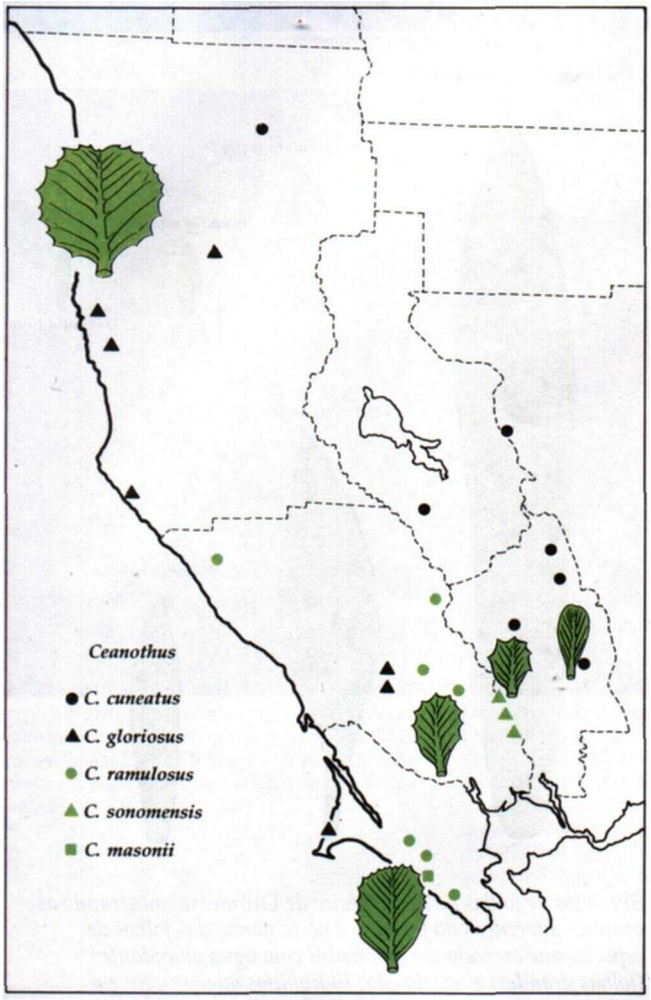
Células de indivíduos que têm mais de dois complementos cromossômicos são denominadas **poliplóides**. Tais células surgem vez por outra como resultado de um erro na mitose, na qual os cromossomos são duplicados sem que o núcleo se divida, produzindo desta maneira uma célula com o dobro do número cromossômico usual. Se tal célula passa para a próxima intérfase e continua a dividir-se pode, assim, originar, seja sexual ou assexualmente, um novo indivíduo que terá o dobro do número cromossômico de seu ancestral ou ancestrais. Indivíduos poliplóides também podem ser produzidos experimentalmente pelo uso de colchicina, uma droga que inibe a formação do fuso acromático mitótico devido a seu efeito inibidor da formação dos microtúbulos.

Em um poliplóide, o espectro de variação é freqüentemente diminuído consideravelmente com relação ao seu progenitor diplóide, uma vez que no poliplóide cada gene está presente em cópias múltiplas. Por exemplo, para poliplóides com o dobro do complemento cromossômico usual (e assumindo-se uma freqüência de 0,50 para os alelos recessivos), a proporção de indivíduos homozigotos recessivos na população (assumindo-se segregação ao acaso) é 1/16, uma freqüência de $(0,50)^4$, diferindo da proporção 1/4, ou $(0,50)^2$, encontrada em uma população diplóide. Raças ou espécies poliplóides são freqüentemente autopolinizadas, o que acentua ainda mais o decrescimento da variabilidade. Alguns poliplóides são mais bem adaptados a habitats secos ou a temperaturas mais baixas que seus parentes diplóides, enquanto outros desenvolvem-se melhor em certos tipos de solos. Deste modo, poliplóides podem adaptar-se de forma a colonizar habitats adjacentes ou a suportar estresse acima do nível de tolerância de seus ancestrais diplóides.

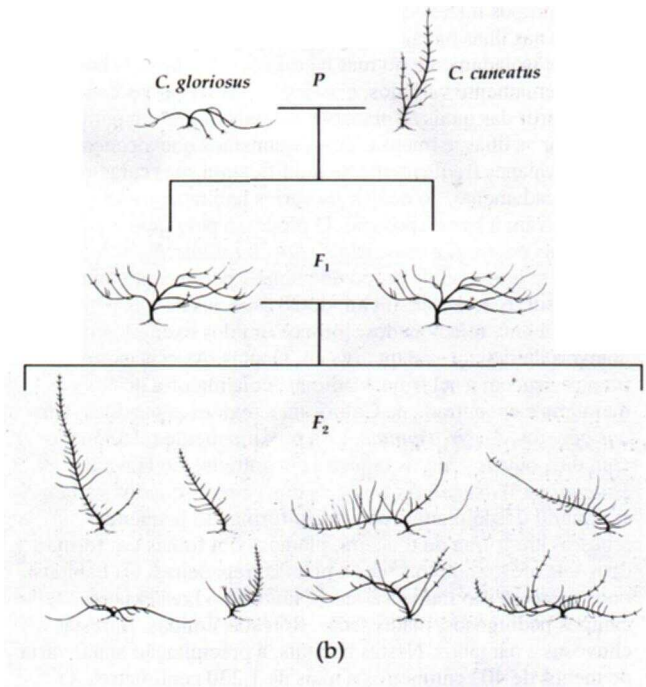
Plantas poliplóides ocorrem com baixa freqüência em várias populações naturais. Quando tais populações hibridizam, o que pode ocorrer mais facilmente do que nos diplóides correspondentes, pode surgir um poliplóide estável e prontamente fértil. Menos comumente, poliplóides de origem híbrida surgem por duplicação cromossômica em híbridos diplóides, o que às vezes restabelece a fertilidade.

Essa maneira menos comum de poliploidia foi observada em um dos primeiros casos bem documentados de ocorrência deste fenômeno — a origem de um híbrido entre o rabanete (*Raphanus sativus*) e a couve (*Brassica oleracea*). Ambos os gêneros pertencem à família da mostarda, Brassicaceae, e são proximamente relacionados. Ambas as espécies possuem 18 cromossomos em suas células vegetativas e formam regularmente 9 pares de cromossomos na metáfase I da meiose. O híbrido entre as duas espécies, que foi obtido experimentalmente com alguma dificuldade, tinha 18 cromossomos não pareados na meiose e, desta forma, era completamente estéril. No poliplóide que surgiu espontaneamente a partir deste híbrido, havia 36 cromossomos nas células vegetativas, e 18 pares de cromossomos formaram-se regularmente na meiose. Em outras palavras, o híbrido poliplóide tinha todos os cromossomos do rabanete e da couve em suas células, sendo que estes pareavam regularmente entre si, funcionando normalmente. Conseqüentemente, o poliplóide tinha uma fertilidade relativamente alta.

*N.T.: Gênero da família das Ericaceae, à qual pertence a popular azaléia.
** N.T.: Gênero da família das Rhamnaceae, à qual pertence o juazeiro do nordeste brasileiro.



(a)



(b)

(c)

(d)

9.10
O estabelecimento de populações de híbridos é um mecanismo evolucionário importante em muitos grupos de plantas lenhosas, inclusive no gênero Ceanothus, *uma Rhamnaceae, mostrado na figura.* (a) *Mapa mostrando a parte central da Califórnia (note a baía de São Francisco na base, delineada por linhas em negrito), uma região geologicamente complexa. Duas espécies distintas e de distribuição relativamente ampla de* Ceanothus, *a espécie costeira* C. gloriosus *e a espécie do interior do continente* C. cuneatus *(que se distribui por um amplo areal a leste muito além da área delineada no mapa) produziram três séries de populações híbridas, cada qual variável, porém estabilizada, as quais são capazes de crescer de forma mais bem-sucedida em áreas onde ambas as espécies ancestrais ocorrem juntas. Folhas das diversas populações são mostradas no mapa.* (b) *Segregação dos tipos de ramificação das extremidades que surgiram na progenia de um cruzamento artificial entre as duas espécies ancestrais. Quanto ao hábito, alguns intermediários parecem-se exatamente com a espécie intermediária de origem híbrida mostrada no mapa à esquerda.* (c) *Ramo florido de* C. gloriosus. (d) *Ramo florido de* C. cuneatus.

Radiação Adaptativa em Compostas Havaianas

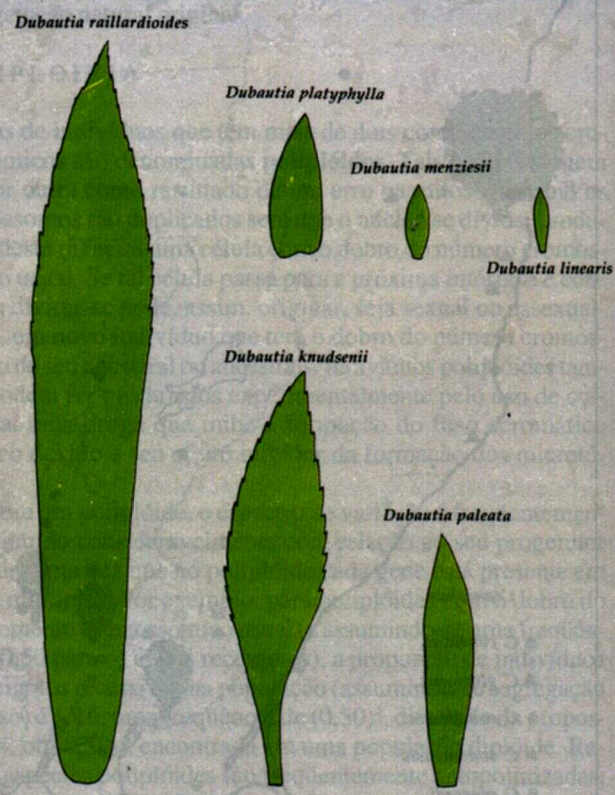
Alguns grupos interessantes de plantas e animais nativos ocorrem nas ilhas havaianas. Neste arquipélago, cujas ilhas surgiram isoladamente no mar há milhões de anos, os habitats são extremamente variados, e as distâncias das áreas continentais, a partir das quais as plantas e animais migraram para colonizar as ilhas, é imensa. Tais organismos que alcançaram as ilhas havaianas freqüentemente modificaram suas características marcadamente, ao ocupar os vários habitats que se encontravam à sua disposição. O processo pelo qual tais mudanças ocorrem é chamado *radiação adaptativa.*

Um interessante grupo de plantas, pertencente à família do girassol, Asteraceae, incluindo 28 espécies de três gêneros proximamente relacionados, fornece um dos exemplos mais notáveis de radiação adaptativa em plantas. As espécies em foco pertencem à subtribo Madiinae, cuja maioria dos membros é encontrada na Califórnia e regiões adjacentes. Um dos gêneros, *Argyroxiphium*, está proximamente relacionado com dois outros gêneros também encontrados no Havaí, *Dubautia* e *Wilkesia*. As espécies dos gêneros citados variam em hábito desde plantas pequenas, formando pequenos arbustos em forma de touceira, plantas com folhas em forma de roseta até grandes árvores e plantas trepadeiras. Os habitats onde crescem são muito variados, tais como lava exposta, campos pedregosos, matas secas, florestas úmidas, florestas chuvosas e pântanos. Nestes habitats, a precipitação anual varia de menos de 40 centímetros a mais de 1.230 centímetros. O habitat com o maior índice pluviométrico está entre os locais mais chuvosos do planeta.

Essa enorme variação nos habitats é acompanhada paralelamente por variações significativas no tamanho e formato das folhas destas plantas. Por exemplo, espécies de *Dubautia* que crescem em habitats luminosos e secos têm usualmente folhas pequenas, enquanto aquelas que habitam porções sombreadas de florestas chuvosas têm folhas muito maiores. A espécie *A. sandwicense*, que cresce nas escarpas alpinas secas da cratera Haleakala na ilha de Maui, tem folhas que são cobertas por uma densa camada prateada de pêlos. Tais pêlos fornecem aparentemente proteção contra a intensa radiação solar, auxiliando na conservação da umidade. As folhas da espécie proximamente aparentada *A. grayanum*, a qual também ocorre em Maui em florestas chuvosas ou brejos, não apresenta tais pêlos.

Diferenças fisiológicas importantes caracterizam da mesma forma as espécies havaianas das espécies da subtribo Madiinae, as quais devem ter-se deparado com tipos muito diferentes de desafios ambientais. Robert Robichaux, da Universidade do Arizona, mostrou, por exemplo, que espécies de *Dubautia* que ocorrem em ambientes secos têm uma tolerância muito maior contra estresse hídrico do que aquelas que ocorrem em ambientes úmidos ou molhados. As espécies que crescem em habitats secos têm folhas com paredes celulares mais elásticas, sendo capazes, sob condições de seca, de manter uma pressão de turgor maior que seus outros parentes.

Apesar de grande diversidade na aparência e dos habitats tão contrastantes nas quais crescem, todas as 28 espécies destes três gêneros são muito proximamente relacionadas entre si. Até onde se sabe, cada par de espécies pode hibridizar, e todos os híbridos são, pelo menos em parte, férteis. Adicionalmente, híbridos experimentais entre espécies havaianas e californianas destes grupos têm sido recentemente produzidos, sublinhando seu parentesco próximo. Estudos adicionais sobre estes parentescos estão sendo efetuados por Gerald Carr, da Universidade do Havaí, por Donald Kyhos, da Universidade da Califórnia, por Davis e Bruce Baldwin, da Universidade Duke. Todo o grupo de três gêneros parece provavelmente ter evoluído no isolamento das ilhas havaianas, como conseqüência da chegada de uma única espécie colonizadora vinda do oeste dos Estados Unidos.



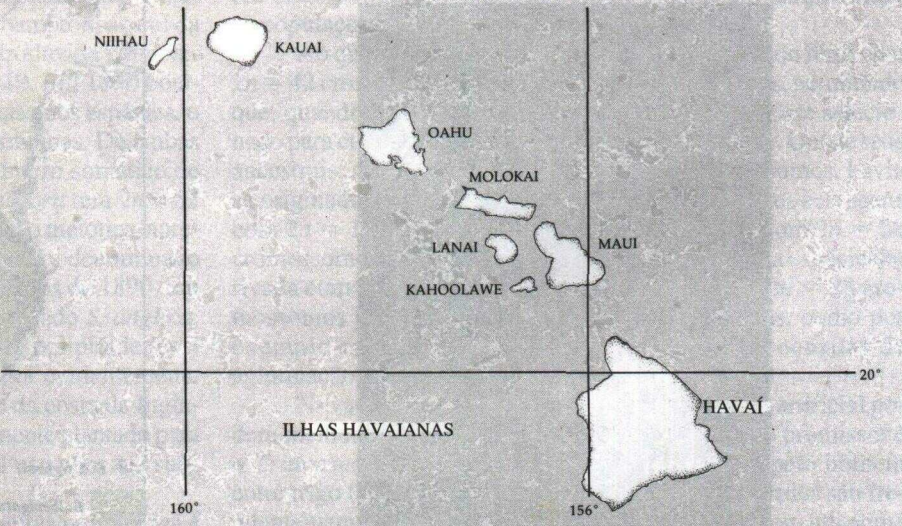
Silhuetas de folhas de seis espécies de Dubautia, *mostrando as grandes diferenças no formato e no tamanho das folhas de espécies que crescem em ambientes com água abundante (folhas grandes) e aquelas dos indivíduos que crescem em ambientes secos.*

Argyroxiphium sandwicense, *uma notável planta que cresce nas escarpas superiores expostas e cinzentas da ilha de Maui, onde as plantas estão expostas a altos níveis de radiação solar e baixa umidade.*

Dubautia reticulata, *uma espécie do gênero* Dubautia *(que inclui 21 das 28 espécies havaianas da subtribo Madiinae) cujo hábito varia de árvores a arbustos, trepadeiras e pequenas plantas formadoras de touceiras, estas últimas apenas escarsamente lenhosas.* D. reticulata, *mostrada aqui, cresce nas florestas chuvosas de Maui, onde pode alcançar uma altura de 8 metros ou mais, desenvolvendo um tronco com um diâmetro de aproximadamente 0,5 metro.*

Wilkesia gymnoxiphium, *esta planta bizarra, aparentando uma* Yucca, *ocorre somente na ilha de Kauai, onde se restringe aos campos pedregosos ao longo da orla do* canyon *de Waimea. Kauai é a mais antiga das principais ilhas do arquipélago havaiano. Robert Robichaux, mostrado aqui, está estudando a ecologia fisiológica deste fascinante grupo de plantas.*

Dubautia scabra, *um membro do gênero que apresenta plantas pequenas, com hábito quase herbáceo, formando touceiras, é encontrado em habitats úmidos ou alagados em várias das ilhas do arquipélago havaiano. Acredita-se que esta espécie seja a progenitora de várias espécies adicionais que ocorrem nas ilhas mais novas do arquipélago.*



As ilhas havaianas. A mais antiga das ilhas principais é Kauai, onde existem algumas pedras que foram datadas como possuindo 6 milhões de anos de idade; a mais nova, Havaí, ainda está em fase de formação. O arquipélago havaiano está gradualmente movimentando-se com a placa tectônica do Pacífico para noroeste, sendo que as ilhas mais antigas estão sofrendo erosão gradual sob a superfície do mar, enquanto novas ilhas vão continuamente sendo formadas, aparentemente após a passagem por um "hot-spot", ou ponto crucial, no qual uma fina camada de crosta terrestre com lava entra em erupção. Assim sendo, sabe-se, por exemplo, que existiram ilhas aproximadamente na posição atual da ilha Havaí, em tempos anteriores há seis milhões de anos atrás.

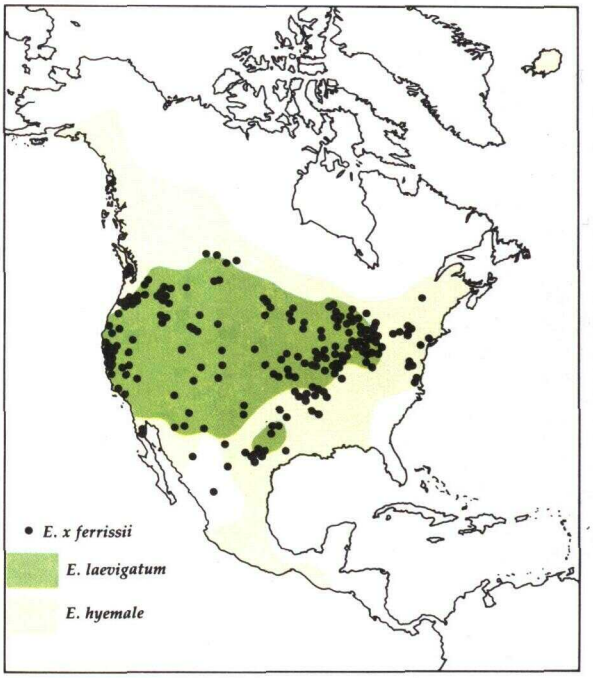
9.11
O botânico Richard Straw, na época na Universidade Estadual da Califórnia, em Los Angeles, sugeriu a hipótese de que a hibridização tenha sido responsável pela origem de Penstemon spectabilis, *uma angiosperma encontrada nas montanhas do sul da Califórnia. Uma das espécies parentais,* P. grinnellii, *possui flores largas, bilabiadas, de cor azul pálido que são polinizadas principalmente por grandes abelhas, como abelhas-carpinteiras.* Outra espécie,* P. centranthifolius, *tem flores longas, delgadas e vermelhas, as quais são visitadas por beija-flores. O provável híbrido,* P. spectabilis, *mostrado na figura, é ecológica e morfologicamente intermediário entre as duas espécies, possuindo flores de cor rosa purpúreo, sendo polinizada por uma família de vespas coletoras de pólen, as quais não visitam nenhuma das espécies ancestrais.*

* N.T.: Quaisquer das várias abelhas das famílias Xylocopidae e Ceratinidae que não vivem em colônias e cavam túneis na madeira onde põem seus ovos.

Alguns poliplóides surgiram como ervas daninhas em habitats associados a atividades humanas, sendo tais poliplóides às vezes espetacularmente bem-sucedidos. Um caso bem conhecido é o da gramínea de salinas alagáveis do gênero *Spartina* (Fig. 9.13). Uma espécie nativa, *S. maritima*, ocorre em salinas alagáveis ao longo da costa da Europa e da África. Uma segunda espécie, *S. alterniflora*, do leste da América do Norte, foi introduzida na Inglaterra em meados de 1800, tendo se propagado na localidade em que foi plantada primeiramente, formando grandes colônias locais.

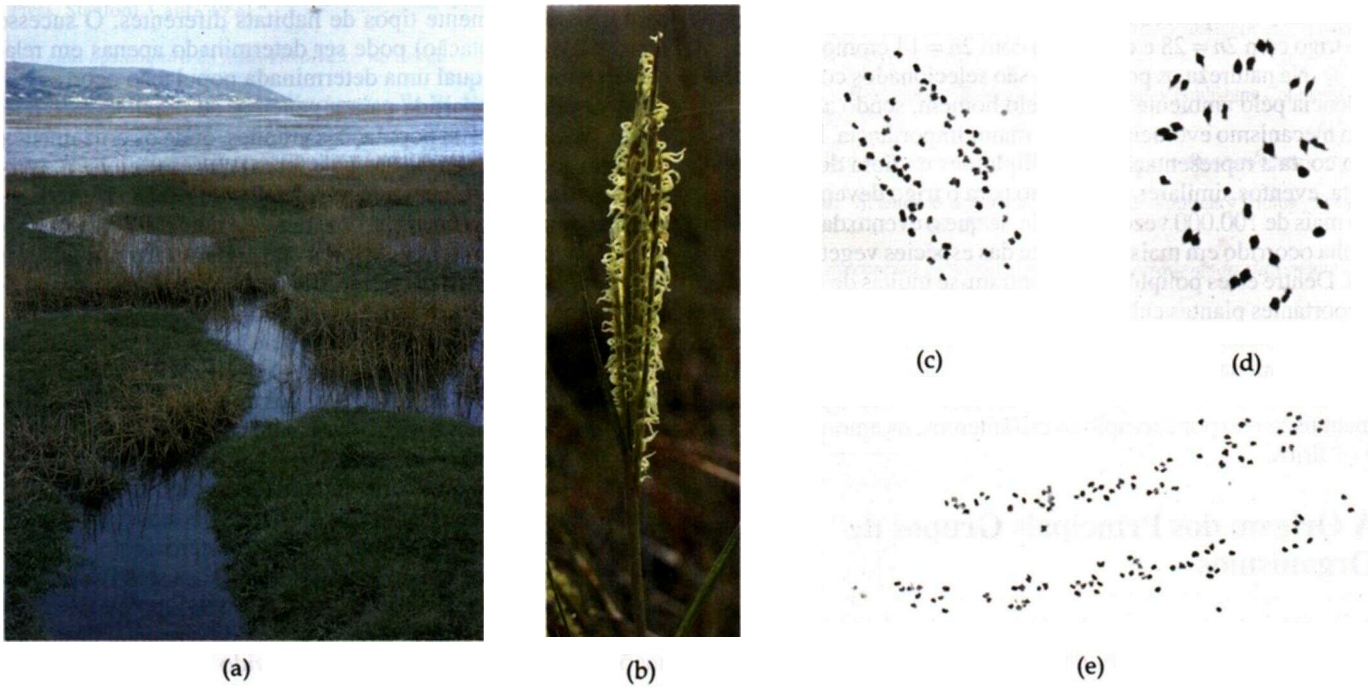
A espécie *S. maritima*, nativa da Inglaterra, é pequena em estatura, enquanto *S. alterniflora* é muito mais alta, crescendo

(a)



(b)

9.12
Uma das mais abundantes e vigorosas espécies do gênero Equisetum *(ver Fig. 16.23), encontrada nos Estados Unidos, é* E. × ferrissii, *um híbrido completamente estéril, resultante do cruzamento de* E. hyemale *e* E. laevigatum. *As espécies deste gênero propagam-se de forma bem-sucedida a partir de fragmentos de caules subterrâneos, podendo o híbrido dispersar-se por vastas extensões através de tal propagação vegetativa.* (a) *Caules de* E. × ferrissii *com estróbilos.* (b) *Distribuição de* E. × ferrissii *e de suas espécies parentais.*



9.13
A poliploidia tem sido extensamente investigada em gramíneas do gênero Spartina, *que crescem em salinas alagáveis ao longo das regiões costeiras norte-americanas e européias.* (a) *Salina alagável na costa da Inglaterra.* (b) *Um híbrido de* Spartina. (c) S. maritima, *uma espécie européia nativa de salinas alagáveis, possui* 2n = *60 cromossomos, mostrados aqui em uma célula na anáfase I da meiose.* (d) S. alterniflora *é uma espécie norte-americana com* 2n = *62 cromossomos (na figura podem-se observar 30 bivalentes e dois cromossomos não pareados, no estágio da metáfase I da meiose).* (e) *Um vigoroso poliplóide,* S. anglica, *surgiu, espontaneamente entre estas espécies, tendo sido coletado pela primeira vez em 1890. Este poliplóide, que possui* 2n =*122 cromossomos, mostrados aqui em uma célula na anáfase I da meiose, está atualmente estendendo sua área de dispersão para outras salinas alagáveis da Inglaterra e de outros países de clima temperado.*

freqüentemente até 0,5 metro de altura e, ocasionalmente, 1 metro ou mais. Nas imediações do porto de Southampton, no sul da Inglaterra, tanto a espécie nativa quanto a introduzida conviveram lado a lado durante o decorrer do século 19. Em 1870 botânicos descobriram um híbrido estéril entre estas duas espécies, o qual reproduzia-se vigorosamente através de rizomas. De ambas as espécies parentais, *S. maritima* tem um número somático de cromossomos de $2n = 60$, enquanto *S. alterniflora* tem $2n = 62$ e o híbrido, devido talvez a um erro sutil na divisão meiótica, apresenta também $2n = 62$. Esse híbrido estéril, que foi denominado *Spartina* × *townsendii*, ainda persiste. Em meados de 1890, um poliplóide capaz de produzir sementes, denominado *S. anglica*, surgiu naturalmente a partir deste híbrido. Esse poliplóide fértil apresenta $2n = 122$ (um par cromossômico foi evidentemente perdido) e propagou-se rapidamente ao longo da costa da Inglaterra e do noroeste da França, sendo freqüentemente plantado para compactar o lodo dos brejos, contribuindo tal uso para sua subseqüente disseminação.

Um dos mais importantes grupos de plantas poliplóides é o gênero *Triticum*, ao qual pertence o trigo. A espécie mais comumente cultivada é o trigo comum, *T. aestivum*, com $2n = 42$ cromossomos. Esta espécie originou-se há, no mínimo, 8.000 anos, provavelmente na Europa central, como conseqüência de hibridização natural de uma espécie cultivada com $2n = 28$ cromossomos e uma espécie selvagem do mesmo gênero com $2n = 14$ cromossomos. A espécie selvagem provavelmente ocorria espontaneamente nos campos onde o trigo estava sendo cultivado. A hibridização que originou o trigo comum provavelmente ocorreu entre poliplóides que surgiram de tempos em tempos entre as populações das duas espécies ancestrais.

Ao que parece, as características do novo híbrido fértil com $2n = 42$ cromossomos eram facilmente reconhecíveis, permitindo que, quando de seu surgimento nos campos, este fosse selecionado para cultivo pelos antigos agricultores europeus. Um de seus ancestrais, o trigo cultivado com $2n = 28$ cromossomos, havia se originado através de hibridização de duas espécies selvagens com $2n = 14$ no leste europeu. Espécies de trigo com $2n = 28$ cromossomos são ainda hoje cultivadas, bem como a espécie derivada com $2n = 42$ cromossomos. Tal trigo com $2n = 28$ cromossomos é adequado para a produção de massas, como por exemplo macarrão, devido às propriedades adequadas de aglutinação de suas proteínas.

Novas linhagens produzidas por hibridização artificial podem melhorar a produção agrícola. Particularmente promissor é o *Triticosecale*, um grupo de híbridos induzidos pelo homem entre trigo (*Triticum*) e o centeio (*Secale*). Tais híbridos são freqüentemente denominados "triticale", baseando-se em um nome anterior incorreto. Alguns destes híbridos combinam a alta produção do trigo com a rusticidade do centeio, sendo mais resistentes aos fungos causadores da praga da ferrugem — uma praga economicamente importante (ver Cap. 12). Esta característica pode ser particularmente importante para o cultivo destes grãos em regiões montanhosas tropicais e subtropicais, onde a praga da ferrugem é o fator limitante para a produção de trigo. O híbrido *Triticosecale* tem sido amplamente cultivado no momento, com rápida e crescente popularidade na França e em outras áreas (ver Cap. 31). A

raça mais importante deste novo grão tem $2n = 42$ cromossomos, derivada por duplicação cromossômica após hibridização da raça de trigo com $2n = 28$ e de centeio com $2n = 14$ cromossomos.

Na natureza os poliplóides são selecionados com mais freqüência pelo ambiente do que pelo homem, sendo a poliploidia um mecanismo evolucionário da maior importância. Levando-se em conta a representação dos poliplóides na flora do nosso planeta, eventos similares ao descrito para o trigo devem ter ocorrido mais de 100.000 vezes. Calcula-se que o evento da poliploidia tenha ocorrido em mais da metade das espécies vegetais existentes. Dentre estes poliplóides encontram-se muitas de nossas mais importantes plantas cultivadas — não apenas o trigo, como também o algodão, o fumo, a cana-de-açúcar, a banana, a batata e o açafrão, apenas para mencionar alguns exemplos. A esta lista podem ser adicionadas muitas das mais atrativas espécies ornamentais, como por exemplo os crisântemos, os amores-perfeitos e os lírios.

A Origem dos Principais Grupos de Organismos

À medida que o nosso conhecimento a respeito dos principais grupos de organismos desenvolveu-se positivamente, estudiosos da evolução passaram a ocupar-se com a questão da origem dos gêneros e de outros níveis taxonômicos mais altos em vários grupos de organismos. Como sugerido no ensaio sobre compostas havaianas, gêneros orientam-se pelo mesmos tipos de processos evolucionários que são responsáveis pela origem das espécies. Em determinadas espécies ocorre uma adaptação distinta a um dado habitat muito diferente do habitat no qual seus ancestrais crescem, podendo tal espécie adaptada tornar-se muito diferente de seus progenitores. Esta ocorrência pode eventualmente resultar na formação de várias espécies novas, vindo assim a constituir uma nova tendência evolutiva. Com o decorrer do tempo, tal grupo pode tornar-se tão distinto que seus integrantes podem ser classificados em um novo gênero, família ou mesmo classe de organismos. Nenhum mecanismo especial é necessário para justificar a origem dos grupos taxonômicos acima do nível de espécie — apenas descontinuidade em habitat, variação ou modo de vida.

Muito se tem discutido sobre a questão de a evolução decorrer de um processo gradual e uniforme, como foi freqüentemente descrita no passado, ou repentinamente, ou seja, longos períodos de mudança gradual ou de nenhuma mudança, entremeados por períodos de mudança rápida. O segundo modelo é denominado modelo evolutivo de **equilíbrio pontuado**. Alguns dos proponentes deste modelo têm afirmado que a macroevolução — o processo pelo qual grupos taxonômicos mais altos se originam — ocorre através de princípios diferentes daqueles característicos para a microevolução, o tipo de mudança gradual do qual este capítulo tratou mais detalhadamente. Contudo, todos os tipos de caracteres que distinguem categorias taxonômicas mais elevadas também distinguem algumas espécies e desta forma parece lógico que o processo evolutivo deva ser o mesmo.

Resumo

Seleção natural é o processo pelo qual organismos com características mais favoráveis ao seu ambiente são capazes de produzir uma progenia sobrevivente maior. Seleção natural ocorre devido a variações geneticamente determinadas em populações naturais. Tal fenômeno acontece à medida que organismos ocupam progressivamente tipos de habitats diferentes. O sucesso reprodutivo (adaptação) pode ser determinado apenas em relação ao habitat no qual uma determinada população ocorre.

O ponto de partida para a genética de populações é a lei Hardy-Weinberg. Em populações grandes, onde os cruzamentos ocorrem ao acaso e há ausência de forças que modifiquem a proporção dos alelos, a quantidade de alelos dominantes e recessivos na população permanece constante de geração para geração.

Os quatro principais fatores que podem causar mudanças na proporção dos alelos, ou seja, desvios no equilíbrio de Hardy-Weinberg (necessários para que a evolução ocorra) são: o tamanho da população, a migração, a mutação e a seleção. Destes, a seleção é o fator mais importante. Seleção é definida como a reprodução não casual de genótipos, dos quais alguns são mais favorecidos no ambiente particular em que ocorrem.

Os alelos recessivos são relativamente inacessíveis à seleção em organismos diplóides. Quanto menos freqüentes eles são, tanto maior é a proporção de tais alelos encobertos (ou mascarados), com relação ao seu total, no estado heterozigoto.

A resposta de uma população a pressões seletivas é complexa por uma série de razões. Apenas o fenótipo é acessível à seleção, sendo que fenótipos similares podem resultar de combinações muito diferentes de alelos. Devido à epistasia e à pleiotropia, alelos individuais não podem ser selecionados isoladamente. Portanto, a seleção afeta o genótipo como um todo.

Populações ajustam-se a determinados ambientes, formando unidades distintamente definidas, ou ecótipos, quando as linhagens entre os ambientes estão claramente delineadas. Se o ambiente sofre mudanças graduais, populações de plantas podem formar clines.

Enquanto as populações estão se modificando, podem também divergir no tocante a fatores que permitam que as mesmas se entrecruzem de forma bem-sucedida. Depois de um período de isolamento, duas populações podem tornar-se incompatíveis em maior ou menor grau, ou podem produzir híbridos estéreis. Espécies relacionadas de plantas com sobrevida longa, como árvores e arbustos, são menos propensas a tornar-se reprodutivamente isoladas do que espécies relacionadas de ervas anuais e outras plantas de sobrevida curta.

Populações híbridas derivadas de duas espécies são comuns em plantas, especialmente em árvores e arbustos. Este é particularmente o caso de ambientes com relativamente poucas espécies, como ilhas oceânicas, onde o ajuste às mudanças ambientais pode ser especialmente crítico, bem como em regiões com ambientes claramente contrastantes e climas diversos, como na Califórnia. Tais híbridos podem reproduzir-se, e desempenhar um papel importante na evolução vegetal.

Mesmo que os híbridos entre duas espécies sejam estéreis, eles podem propagar-se por apomixia ou outras formas de reprodução vegetativa, ou tornar-se férteis em conseqüência de duplicação do número cromossômico (poliploidia).

Ocorrendo ao longo do tempo, os mesmos processos responsáveis pela evolução das espécies podem dar origem a novos gêneros ou grupos de outros níveis taxonômicos.

Sugestão para Leituras Adicionais

Anderson, Edgard: *Plants, Man and Life,* University of California Press, Berkeley, 1967.*

Uma fascinante descrição da evolução de certos grupos de plantas, refletindo a personalidade de um dos maiores estudiosos de botânica do século 20.

Berra, Tim M.: *Evolution and the Myth of Creationism,* Stanford University Press, Stanford, Calif., 1990.*

Um guia básico para os fatos envolvidos no debate sobre a evolução.

Dawkins, Richard: *The Blind Watchmaker,* W. W. Norton & Company, New York, 1986.

Com o subtítulo: "Por que a evidência da evolução revela um universo sem criador." Esse excelente livro deve auxiliá-lo no entendimento mais claro do assunto em questão.

Futuyma, Douglas: *Evolutionary Biology,* 2d ed., Sinauer Associates, Inc., Sunderland, Mass., 1986.

Um excelente texto, fornecendo uma explanação clara do processo da evolução.

Gould, Stephen Jay: *Wonderful Life,* W. W. Norton & Company, New York, 1989.*

Um ensaio realmente maravilhoso sobre a evolução, efetuado por um estudioso da área. Altamente recomendado.

Grant, Verne: *Plant Speciation,* Columbia University Press, New York, 1971.

Esta extensiva abordagem da evolução vegetal fornece uma introdução completa aos aspectos deste assunto.

Minkoff. E.C.: *Evolutionary Biology,* Addison-Wesley Publishing Company, Inc., Reading, Mass., 1983.

Excelente relato sobre a evolução, mais simples que o fornecido por Futuyma.

Moore, John: "Science as a Way of Knowing: Evolutionary Biology," *American Zoologist,* 23 (1): 1-68, 1983.

Uma exposição concisa da teoria evolucionária, apresentada claramente como uma série de hipóteses e deduções.

Stebbins, G. Ledyard: *Processes of Organic Evolution,* 3d ed., Prentice Hall, Inc., Englewood Cliffs, N.J., 1977.*

Uma revisão concisa do assunto por um dos mais importantes especialistas.

---

* Disponível em brochura.

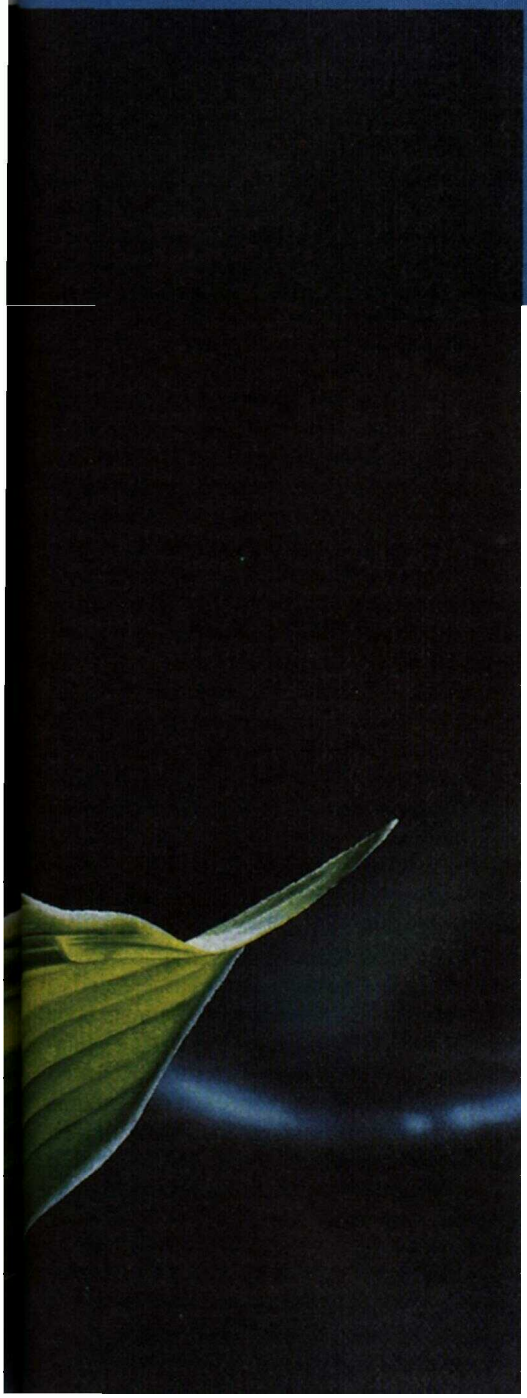
SEÇÃO 3

Diversidade

Yellow lady's slipper (Cypripedium calceolus)*, uma orquídea florescendo no início do verão em uma floresta em Wisconsin. Orchidaceae é a maior família de plantas com flores, com cerca de 20.000 espécies, a maioria das quais cresce nos trópicos. Como a maioria das orquídeas, especialmente as de climas temperados, esta espécie está ameaçada de extinção.*

CAPÍTULO 10

A Classificação dos Seres Vivos



Pelo menos 10 milhões de diferentes tipos de organismos vivos compartilham nossa biosfera. Nós humanos diferimos destes outros organismos tanto no grau de nossa curiosidade como em nosso poder de falar. Como conseqüência destas duas características, temos há muito tempo buscado inquirir sobre outras criaturas, bem como trocar informações a respeito destas. Para se fazer isto, foi necessário dar nomes aos organismos.

Aos organismos mais conhecidos foram dados nomes vulgares, mas mesmo para o mais simples dos propósitos tais nomes podem ser inadequados. Algumas vezes os nomes são vagos, particularmente quando estamos trocando informações com pessoas de outras partes do mundo. Um *sycamore* * ou *bluebell* ** na Grã-Bretanha podem ou não ser as mesmas plantas chamadas de *sycamore* ou *bluebell* na América do Norte. Um pinheiro na Europa ou nos Estados Unidos não é o mesmo que um pinheiro na Austrália. Um *yam* *** no sudeste dos Estados Unidos é totalmente diferente do legume conhecido como *"yam"* a algumas centenas de quilômetros dali, no Caribe. Quando diferentes línguas estão envolvidas, os problemas se tornam desanimadoramente complexos. Por estas razões, os biólogos designam os organismos com nomes em latim, que são oficialmente reconhecidos por organizações internacionais de botânicos, bacteriologistas e zoólogos.

Estes nomes formais em latim originaram-se de sistemas informais de nomear plantas. A diferentes tipos de organismos têm sido dado há muito tempo nomes correspondentes a categorias tais como "carvalhos", "rosas" ou "dentes-de-leão". Na época medieval, quando o interesse na comunicação de informações sobre organismos estava crescendo, o latim era a língua da ciência. Por esta razão os nomes para estes "tipos" de organismos foram padronizados e amplamente disseminados em livros impressos com o recém-inventado tipo móvel. Os nomes eram freqüentemente aqueles que os romanos usavam; em outros casos, eram inventados novos nomes ou os nomes eram colocados na forma latinizada. Estes "tipos" acabaram por ser chamados de **gêneros**, e

---

* N.T: Pode ser *Platanus* (Platanaceae) ou *Ficus* (Moraceae).

**N.T: Podem ser várias espécies dos gêneros: *Campanula* (Campanulaceae), *Mertensia* (Boraginaceae) ou *Scilla* (Liliaceae).

*** N.T: Inhame, ou, em algumas regiões, batata-doce.

membros individuais destes gêneros, tais como carvalhos vermelhos ou carvalho-salgueiro, eram chamados "espécies".

No início, as espécies eram identificadas por frases descritivas em latim consistindo em uma a muitas palavras; estas frases eram chamadas "polinômios". A primeira palavra de um polinômio era o nome do gênero ao qual a planta pertencia. Assim, todos os carvalhos eram identificados por polinômios que começavam com a palavra *Quercus*, e todas as rosas com polinômios que se iniciavam com a palavra *Rosa*. Os antigos nomes latinos para estas plantas continuaram a ser utilizados para designar os gêneros.

O Sistema Binomial

Uma simplificação no sistema de nomear os seres vivos foi feita pelo professor e naturalista sueco do século 18 Carl Linnaeus (Fig. 10.1), cuja ambição era nomear e descrever todos os tipos conhecidos de plantas, animais e minerais. Em 1753, Linnaeus publicou o trabalho em dois volumes, *Species Plantarum* (As Espécies de Plantas). Neste trabalho, Linnaeus usou designações polinomiais para todas as espécies de plantas como meio de descrevê-las e nomeá-las. Ele considerava esses polinômios como nomes próprios para as espécies incluídas nestes volumes, mas acrescentando uma importante inovação, ele assentou os alicerces para o sistema binomial de nomenclatura — que ainda usamos hoje. Nas margens do *Species Plantarum*, próximo ao nome polinomial "próprio" de cada espécie, Linnaeus escreveu uma única palavra que, quando combinada com o nome genérico, formava uma conveniente designação taquigráfica para cada espécie. Por exemplo, para gatária, que foi formalmente nomeada de *Nepeta floribus interrupte spicatus pedunculatis* (*Nepeta* com flores em uma espiga pedunculada ininterrupta), Linnaeus escreveu a palavra "*cataria*" (significando "associada a gato") na margem do texto, chamando assim a atenção para um atributo conhecido da planta. Ele e seus contemporâneos logo começaram a chamar esta espécie de *Nepeta cataria*, que ainda hoje é a designação oficial.

10.1
Carl Linnaeus (1707-1778), o naturalista que criou o sistema binomial para nomear organismos. Linnaeus acreditava que cada ser vivo correspondia, de forma mais ou menos próxima, a um modelo ideal; e que classificando todos os seres vivos, ele estava revelando o grande padrão da criação.

A conveniência deste novo sistema era óbvia, e os incômodos nomes polinomiais foram logo substituídos pelos nomes binomiais (significando "dois termos"). O nome binomial mais antigo aplicado a determinada espécie tem prioridade sobre outros nomes aplicados posteriormente à mesma espécie. As regras que governam a aplicação de nomes científicos às plantas estão reunidas no *Código Internacional de Nomenclatura Botânica*.

O nome de uma espécie, como *Nepeta cataria*, consiste em duas partes, a primeira das quais é o nome genérico. Um nome genérico pode ser escrito sozinho quando se está referindo a todo o grupo de espécies que forma aquele gênero. Por exemplo, a Fig. 10.2 mostra três espécies do gênero da violeta, *Viola*. Se descobrir-se que uma espécie foi colocada inicialmente em um gênero errado e deve por isso ser transferida para um outro gênero, a segunda parte do seu nome — o **epíteto específico** — vai junto com ela para o novo gênero. Se já existe neste gênero uma espécie que tem o mesmo epíteto específico, um nome alternativo deve ser encontrado.

Cada espécie tem um *espécime-tipo*, geralmente um espécime de planta seca depositado em um museu, que é designado pelo autor que originalmente nomeou esta espécie ou por um autor posterior se o autor original não tiver feito isso. O espécime-tipo serve como base para comparação com outros espécimes para determinar se eles seriam ou não membros da mesma espécie.

Um epíteto específico não tem significado quando escrito sozinho; assim *biennis* é um epíteto usado em conjunção com dúzias de diferentes nomes genéricos. Por exemplo, *Artemisia biennis*, um tipo de losna, e *Lactuca biennis*, uma espécie de alface selvagem, são dois membros muito diferentes da família do girassol, e *Oenothera biennis*, uma enotera, pertence a uma família diferente. Devido ao perigo de confundir nomes, um epíteto específico é sempre precedido pelo nome ou inicial do gênero que o inclui: por exemplo, *Oenothera biennis* ou *O. biennis*. Nomes de gêneros ou espécies são impressos em itálico ou sublinhados quando escritos ou datilografados.

Algumas espécies consistem em duas ou mais raças, que são chamadas de subespécies ou variedades. Todas as subespécies ou variedades de uma espécie guardam semelhança geral umas com as outras, mas exibem uma ou mais diferenças importantes. Como resultado destas subdivisões, embora o nome binomial seja ainda a base da classificação, o nome de algumas plantas e animais pode consistir em três partes. Nomes de subespécies e variedades também são escritos em itálico ou sublinhados, e as subespécies ou variedades que incluem o espécime-tipo da espécie repete o nome da espécie. Assim o pessegueiro é *Prunus persica* var. *persica*, enquanto a *nectarina* é *Prunus persica* var. *nectarina*. A repetição de persica no nome do pessegueiro nos diz que o espécime-tipo da espécie *P. persica* pertence a esta variedade.

O QUE É UMA ESPÉCIE?

Grupos de populações que lembrem uma outra relativamente próxima e outros grupos de populações menos próximos são chamados **espécies**, mas a aplicação deste termo difere amplamente de um grupo de organismos para outros. A palavra "species" por si só não tem nenhuma conotação especial; ela significa simplesmente "tipo" em latim. O padrão de variação que ocorre nos diferentes grupos de organismos como resultado do processo evolutivo discutido no Cap. 9 difere muito de um grupo para outro,

(a)

(b)

(c)

10.2.
Três membros do gênero da violeta. (a) *A violeta longamente calcarada,* Viola rostrata, *que cresce em regiões temperadas do leste da América do Norte com limite oeste nos Grandes Lagos.* (b) Viola quercetorum, *uma violeta de flor amarela da Califórnia e sul do Oregon.* (c) *Amor-perfeito,* Viola tricolor *var.* hortensis, *uma linhagem anual cultivada a partir de uma espécie normalmente perene que é nativa do oeste europeu. Estas fotografias indicam as diferenças na cor e tamanho da flor, forma e margem da folha, e outras características que distinguem as espécies deste gênero, ainda que exista uma similaridade geral entre elas. Existem cerca de 500 espécies do gênero* Viola; *a maioria delas é encontrada nas regiões temperadas do Hemisfério Norte.*

de forma que o termo espécie não pode ser aplicado de maneira uniforme. Por exemplo, a recombinação genética é desconhecida em alguns grupos (p. ex., algas relacionadas a *Euglena*, e a maioria das bactérias), enquanto em outros grupos a recombinação prevalece e a hibridação interespecífica é freqüente. Apesar destas diferenças, o termo "espécie" proporciona um modo conveniente de catalogar e falar sobre organismos.

OUTROS GRUPOS TAXONÔMICOS

Linnaeus (e cientistas anteriores) reconheceu os reinos vegetal, animal e mineral, e o reino continua a ser a unidade mais inclusiva usada na classificação biológica. Os cientistas empregam várias categorias taxonômicas adicionais entre os níveis de gênero e reino. Assim, gêneros são agrupados em **famílias**, famílias em **ordens**, ordens em **classes**, classes em **divisões**, e divisões em **reinos**. Os grupos que os botânicos chamam de divisões são chamados de filo pelos zoólogos, uma diferença infeliz que tem raízes históricas.

A regularidade na forma dos nomes para as diferentes categorias torna possível reconhecê-los como nomes naquele nível. Por exemplo, nomes de famílias de plantas terminam em -aceae, com pouquíssimas exceções. Nomes antigos são permitidos como alternativos para algumas poucas famílias como Fabaceae, a família do feijão, que também pode ser chamada Leguminosae; Apiaceae, a família da cenoura, também conhecida como Umbelliferae; e Asteraceae, a família do girassol, também conhecida como Compositae. Nomes de ordens terminam em -ales. Nenhum nome científico, exceto os de gêneros, espécies, subespécies e variedade são escritos em itálico ou sublinhados.

Exemplos de classificação do milho (*Zea mays*) e do cogumelo comestível comumente cultivado (*Agaricus bisporus*) são dados no Quadro 10.1.

Os Maiores Grupos de Organismos

No tempo de Linnaeus, todos os organismos eram considerados plantas ou animais. Os animais moviam-se, comiam, respiravam e cresciam até tornarem-se adultos. As plantas não se moviam, comiam ou respiravam; elas não eram observadas alimentando-se de outros organismos e pareciam ser capazes de crescer indefinidamente.

Quando novos grupos de organismos eram descobertos, eles eram classificados como plantas ou animais. Assim fungos e bactérias foram agrupados com as plantas, e protozoários eram agrupados com animais. Inevitavelmente, entretanto, outros organismos foram descobertos, tais como *Chlamydomonas*, uma alga verde nadante que se move e sintetiza seu próprio alimento. Organismos deste tipo não podiam ser facilmente classificados como plantas ou animais, e em torno de 1930 a divisão tradicional dos organismos vivos em dois reinos se tornou claramente inadequada e um pouco mais do que uma curiosidade histórica.

Infelizmente, nenhuma alternativa universalmente aceita foi proposta, e os cientistas discordam quanto ao número de reinos de organismos que deve ser reconhecido e que tipos de organismos deveriam ser incluídos em cada um deles. Além disso, a velha divisão em plantas e animais é ainda amplamente refletida na organização de departamentos científicos de universidades e faculdades, projetos de pesquisa e livros-texto (incluindo este). É por isso que incluímos algas, fungos e bactérias neste texto, além das plantas.

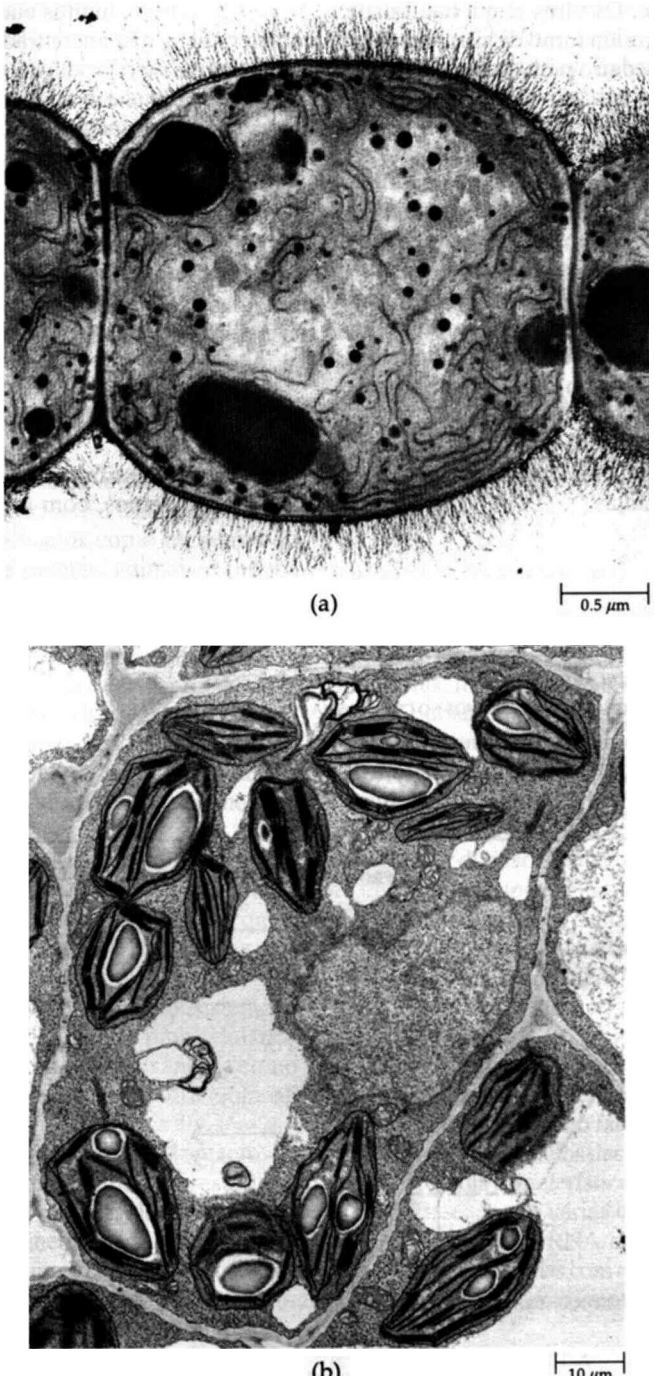
PROCARIONTES

Como discutido no Cap. 2, é agora evidente que a divisão mais fundamental no mundo vivo é entre os procariontes e eucariontes (Fig. 10.3). Os procariontes, ou bactérias, são classificados em dois reinos, Archaebacteria e Eubacteria, e seus membros diferem um do outro fundamentalmente na seqüência de bases de seus RNAs (rRNAs). Procariontes diferem muito mais de eucariontes do que plantas de animais, e as diferenças entre os dois reinos de procariontes são mais significativas do que as diferenças que separam qualquer um dos reinos de eucariontes. Devido a sua simplicidade morfológica, procariontes são amplamente classificados com base nas suas caraterísticas bioquímicas, que são enormemente diversas.

Quadro 10.1 ***Classificação Biológica. Note o quanto se pode dizer sobre um organismo quando se sabe seu lugar no sistema. As descrições aqui não definem as várias categorias, mas dizem algumas coisas sobre suas características.***

Milho		
Categoria	Nome	Descrição
Reino	Plantae	Organismos terrestres, que possuem clorofila *a* e *b* em seus cloroplastos e apresentam diferenciação estrutural.
Divisão	Anthophyta	Plantas vasculares com sementes e flores; óvulos protegidos em um ovário, polinização indireta; as angiospermas.
Classe	Monocotyledonae	Embrião com um cotilédone; flores geralmente trímeras; muitos feixes vasculares dispersos no caule.
Ordem	Commelinales	Monocotiledôneas com folhas fibrosas; redução e fusão de partes florais.
Família	Poaceae	Monocotiledôneas de caule oco com flores esverdeadas reduzidas; o fruto um aquênio especializado (cariopse); as gramas.
Gênero	*Zea*	Gramíneas robustas com flores estaminadas e pistiladas em inflorescências separadas; cariopse carnosa.
Espécie	*Zea mays*	Milho.

Cogumelo comestível		
Categoria	Nome	Descrição
Reino	Fungi	Organismos sésseis, multinucleados, heterotróficos, absorvedores, no qual a quitina predomina nas paredes das células.
Divisão	Basidiomycota	Fungo dicariótico que forma um basídio com quatro esporos (basidiosporos); os basidiomicetos.
Classe	Hymenomycetes	Basidiomicetos que produzem corpos de frutificação, e basídios em forma de clava, sem septos, com lamelas ou poros enfileirados.
Ordem	Agaricales	Fungo suculento com lamelas ou poros radiados.
Família	Agaricaceae	Agaricales com lamelas.
Gênero	*Agaricus*	Fungo macio com esporos escuros com um estipe central e lamelas livres do estipe.
Espécie	*Agaricus bisporus*	Cogumelo comestível comum.



10.3
Elétron-micrografias de (a) *um procarionte, a cianobactéria* Anabaena, *e* (b) *uma célula eucariótica, de folha de beterraba* (Beta vulgaris). *Note a maior complexidade da célula eucariótica, com seus núcleos e cloroplastos conspícuos, assim como seu tamanho muito maior (note as escalas).*

Procariontes (discutidos em detalhe no Cap. 11) não possuem organelas celulares limitadas por membranas, microtúbulos ou flagelos 9 + 2, que são característicos de eucariontes. Seus materiais genéticos consistem em uma única molécula circular de DNA, não associada a proteínas histônicas. Embora vários mecanismos que levam a recombinação genética sejam conhecidos em bactérias, tais recombinações são relativamente infreqüentes e ocorrem apenas em certos grupos. Quando ela ocorre, está acoplada a meios diferentes da reprodução sexual.

VÍRUS

Como também discutido no Cap. 11, vírus são segmentos de DNA ou RNA que adquiriram a habilidade de usar o maquinário de

outras células para reproduzirem-se. Os vírus têm a habilidade de construir um invólucro de proteína em torno de si, que os protege quando se movem de um hospedeiro para outro.

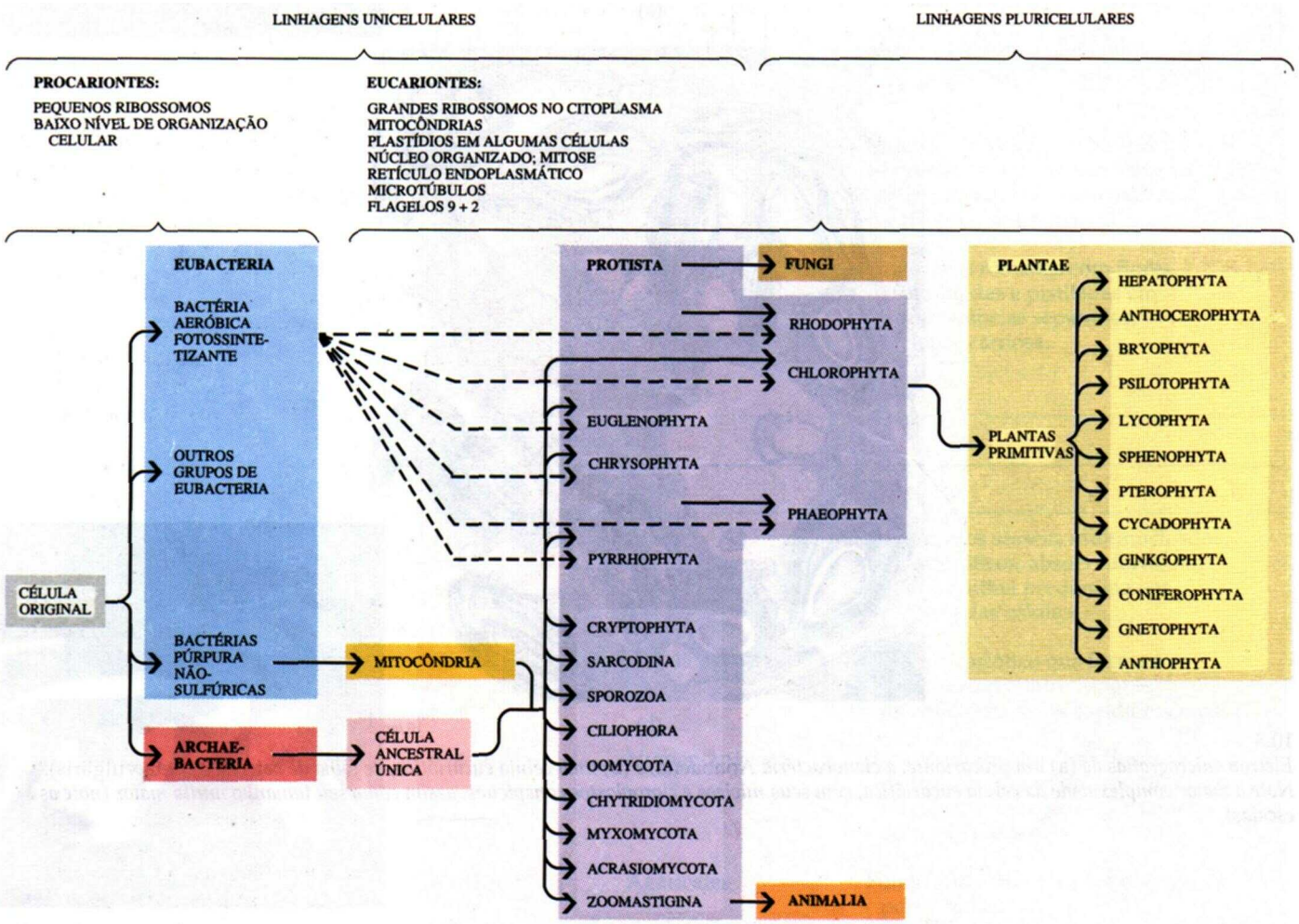
EUCARIONTES

Todos os eucariontes possuem um núcleo definido que é limitado por uma membrana dupla, a membrana nuclear. Dentro desta membrana nuclear há cromossomos complexos nos quais o DNA está associado a proteínas histônicas. Estes cromossomos dividem-se regularmente pela mitose. Os flagelos e cílios dos eucariontes possuem o padrão característico 9 + 2 de microtúbulos, descrito no Cap. 2. Os microtúbulos também são componentes do citoplasma de eucariontes, que contém muitas membranas. Organelas, incluindo mitocôndrias, ocorrem nas células de todos os eucariontes, e vacúolos, que são limitados por uma única membrana ou tonoplasto, também ocorrem amplamente nos organismos eucarióticos, especialmente plantas.

Além disso, muitos eucariontes exibem duas importantes características não encontradas nos procariontes: pluricelularidade integrada e reprodução sexuada. Células de bactérias algumas vezes permanecem juntas em filamentos ou até mesmo em massas tridimensionais de acordo com suas divisões, mas não existem geralmente conexões protoplasmáticas entre as células individuais e, portanto, nenhuma integração global da massa ou filamento como um todo. Em plantas, os protoplastos de células contínuas estão conectados por plasmodesmas, que atravessam suas paredes celulares. Em animais, não há paredes celulares, e as células são separadas primariamente pelas suas membranas plasmáticas.

Relação entre os Eucariontes

O sistema de classificação usado neste livro divide os organismos em seis reinos, com os procariontes divididos nos reinos



10.4
Um possível esquema das relações evolutivas entre os organismos. As linhas cheias indicam relações filogenéticas, e as linhas tracejadas indicam o estabelecimento de relações simbióticas. Todos os organismos eucarióticos são derivados de uma única linha de células nas quais a mitocôndria, originariamente uma bactéria simbionte, foi incorporada muito cedo. Desta única linhagem de células, diversos grupos de organismos unicelulares conhecidos como protistas desenvolveram-se. Aqueles protistas que desenvolveram relações simbióticas com bactérias fotossintetizantes deram origem a várias linhagens diferentes de algas modernas. De certos protistas unicelulares evoluíram os fungos, plantas e animais.

Eubacteria e Archaebacteria e os eucariontes divididos nos reinos Protista, Fungi, Plantae e Animalia (Fig. 10.4). Como mencionado anteriormente, Eubacteria e Archaebacteria são marcadamente distintos um do outro, e evidências acumuladas sugerem que Archaebacteria são mais proximamente relacionadas com eucariontes do que com Eubacteria. Entre os Eucariontes, por outro lado, as relações são mais complexas e as divisões entre os reinos muito menos nítidas. Os filos e divisões (termos equivalentes usados em diferentes grupos de organismos) predominantemente unicelulares e algumas linhagens pluricelulares a eles associadas estão reunidos no reino Protista, do qual os três reinos constituídos essencialmente de organismos pluricelulares — Plantae, Animalia e Fungi — derivaram.

A ORIGEM DA PLURICELULARIDADE

Organismos pluricelulares originaram-se de ancestrais unicelulares muitas vezes na história dos eucariontes. Em cada caso, os ancestrais, se conhecidos, são classificados como membros do reino Protista. Embora os reinos das plantas, animais e fungos sejam quase que inteiramente de organismos pluricelulares, existem alguns poucos fungos unicelulares (as leveduras) que são provavelmente derivados de ancestrais originariamente pluricelulares. Plantas, animais e fungos certamente derivaram de diferentes grupos de protistas. Os três grupos diferem um do outro fundamentalmente no seu modo de nutrição: plantas sintetizam seu próprio alimento, animais ingerem alimento e fungos secretam enzimas digestivas, digerindo seu alimento externamente e depois absorvendo-o.

Além dos três maiores grupos de organismos pluricelulares que reconhecemos como reinos, existem outras três divisões — as algas vermelhas, algas verdes e algas pardas — nos quais organismos pluricelulares estão bem representados. As algas pardas são exclusivamente pluricelulares, as algas vermelhas são quase inteiramente pluricelulares, e as algas verdes consistem em um grande número de organismos unicelulares e pluricelulares. Como os membros destas divisões são fotossintetizantes e como pelo menos alguns dos organismos incluídos são pluricelulares, tem sido argumentado por alguns cientistas que estas divisões deveriam ser incluídas no reino das plantas. Como, entretanto, as algas vermelhas e as algas pardas não têm nenhum ancestral comum imediato com as algas verdes e as plantas, classificar todos estes grupos como plantas é claramente incorreto do ponto de vista evolutivo. As algas verdes incluem os ancestrais das plantas, mas estas algas são marcadamente distintas de qualquer planta vivente (por uma coisa, elas são aquáticas). Por estas razões, preferimos reconhecer estas plantas em um reino distinto e manter as algas vermelhas, pardas e verdes no reino Protista. Embora estas três divisões de algas sejam distintas por incluir muitos organismos pluricelulares, a maioria das divisões e filos de protistas têm pelo menos alguns membros pluricelulares.

MITOCÔNDRIAS E CLOROPLASTOS

Uma das mais significantes características da evolução dos eucariontes foi a aquisição de mitocôndrias e cloroplastos. Como explicado no Cap. 2, é virtualmente certo que estas organelas complexas tiveram origens simbióticas diferentes, como é evidente pela sua estrutura e a natureza de seu aparato hereditário. As mitocôndrias parecem mais próximas do grupo de Eubacteria chamada bactérias purpúreas sem enxofre (ver Cap. 11), um grupo de bactérias anaeróbicas (que evitam oxigênio). Nestas bactérias, a membrana plasmática está dobrada de forma elaborada através do citoplasma, lembrando as cristas que ocorrem no interior das mitocôndrias. Existem também similaridades bioquímicas entre as mitocôndrias e as bactérias purpúreas sem enxofre.

Cloroplastos parecem representar os descendentes de bactérias fotossintéticas aeróbicas (que requerem oxigênio). Os diferentes grupos de protistas fotossintetizantes (algas) não são aparentemente diretamente relacionados uns com os outros; eles parecem ter adquirido seus cloroplastos independentemente várias vezes num passado distante. Hipóteses sobre a natureza destes cloroplastos serão discutidas nos Caps. 11, 13 e 14.

Classificação Formal dos Organismos

A seguir está a sinopse do sistema de classificação com seis reinos usado neste livro (ver Quadro 10.2, que não inclui o reino Animalia).

PROCARIONTES: REINO EUBACTERIA E REINO ARCHAEBACTERIA

Os procariontes não possuem membrana nuclear, plastídios, mitocôndrias, microtúbulos e flagelos 9 + 2. Os membros dos dois reinos, Eubacteria e Archaebacteria, exibem organização unicelular solitária ou unicelular colonial (Fig. 10.5) e muito raramente formam conexões protoplasmáticas entre as células. A maioria é heterotrófica, absorvendo seus nutrientes, mas algumas são quimiossintéticas ou fotossintéticas. A reprodução é predominantemente por divisão celular, embora ocorra recombinação genética em vários grupos. Elas são sésseis ou móveis através de um flagelo simples ou por deslizamento.

A maioria das bactérias são classificadas como Eubacteria. As Archaebacteria incluem bactérias produtoras de metano (Fig. 10.6), redutoras de sulfato, halófilas extremas (bactérias que crescem em ambientes com muito sal) e termófilas extremas (bactérias que ocorrem em habitats muito quentes).

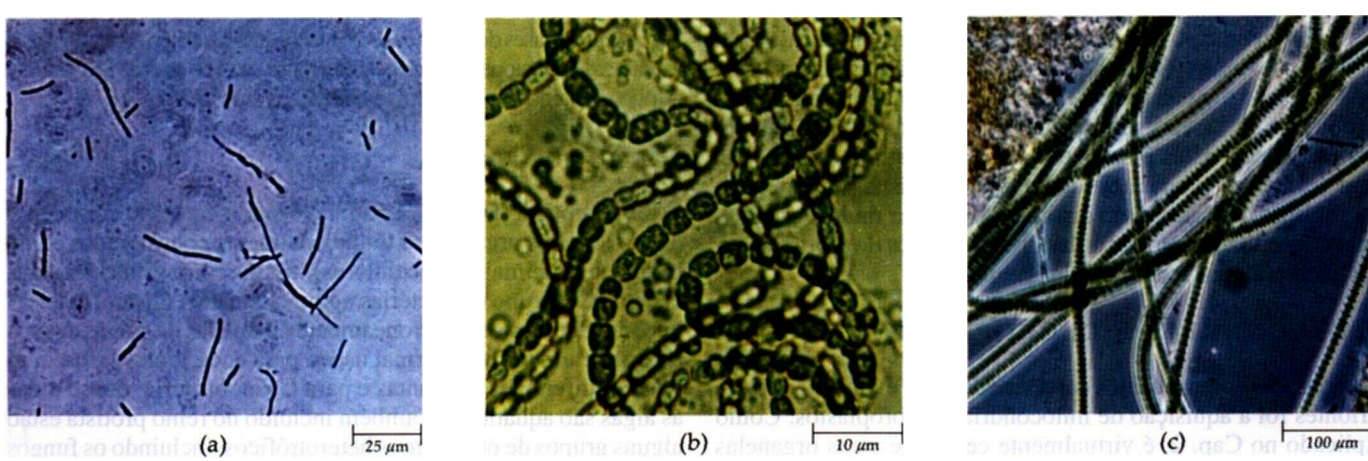
As Eubacteria diferem das Archaebacteria na seqüência de bases dos seus rRNAs, no fato de o ácido murâmico ser componente das paredes das células das Eubacteria mas não das Archaebacteria, e em outras características bioquímicas de importância fundamental. Baseado em várias características bioquímicas, incluindo seqüência de bases do rRNA, as Archaebacteria parecem estar mais proximamente relacionadas com os eucariontes do que com as Eubacteria. Ambos os reinos de procariontes são discutidos no Cap. 11.

REINO PROTISTA

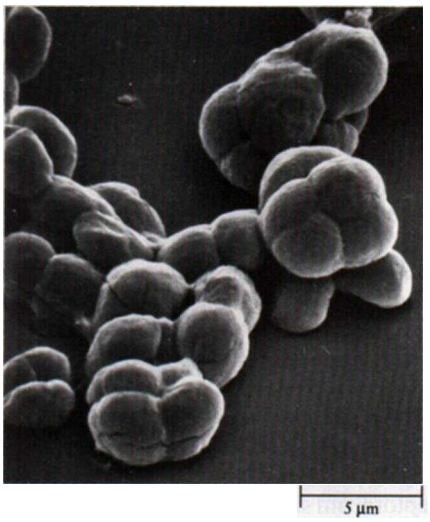
O reino protista (Fig. 10.7) é aqui considerado como compreendendo todos os organismos tradicionalmente considerados como protozoa ("animais" unicelulares), assim como todas as algas exceto pelo grupo de bactérias agora chamado "Cyanobacteria" que são algumas vezes erroneamente chamadas de "algas azuis". ("Alga" é um termo informal usado para eucariontes fotossintetizantes diferentes de plantas e para Cyanobacteria; quase todas as algas são aquáticas.) Também incluído no reino protista estão alguns grupos de organismos heterotróficos, incluindo os fungos aquáticos e seus parentes (divisão Oomycota), os quitrídios (divisão Chytridiomycota), os acrasiomicetos (divisão Acrasiomycota), e os mixomicetos (divisão Myxomicota) — quatro grupos de organismos que eram tradicionalmente colocados com os fungos.

Quadro 10.2 ***Classificação dos Organismos Vivos Incluídos neste Livro. (Ver Apêndice C para descrições resumidas destes grupos.)***

Procariontes		
Reino Eubacteria	Eubacteria	
Reino Archaebacteria	Archaebacteria	
Eucariontes		
Reino Protista	Protistas heterotróficos	Divisão Oomycota (fungos aquáticos) Divisão Chytridiomycota Divisão Acrasiomycota Divisão Myxomycota (mixomiceto)
	Protistas fotossintetizantes ("algas")	Divisão Chrysophyta (diatomáceas e crisófitas) Divisão Pyrrhophyta (dinoflagelados) Divisão Euglenophyta (euglenóides) Divisão Rhodophyta (algas vermelhas) Divisão Phaeophyta (algas pardas) Divisão Chlorophyta (algas verdes)
Reino Fungi	Fungos	Divisão Zygomycota (zigomicetos) Divisão Ascomycota (ascomicetos) Divisão Basidiomycota (basidiomicetos)
Reino Plantae	Briófitas	Divisão Hepatophyta (hepáticas) Divisão Anthocerophyta (antóceros) Divisão Bryophyta (musgos)
	Plantas vasculares	
	Plantas vasculares sem sementes	Divisão Psilotophyta (psilotófitos) Divisão Lycophyta (licófitos) Divisão Sphenophyta (cavalinhas) Divisão Pterophyta (samambaias)
	Plantas com sementes	Divisão Cycadophyta (cicas) Divisão Ginkgophyta (ginko) Divisão Coniferophyta (coníferas) Divisão Gnetophyta (gnetófitas) Divisão Anthophyta (angiospermas) Classe Dicotyledonae (dicotiledôneas) Classe Monocotyledonae (monocotiledôneas)

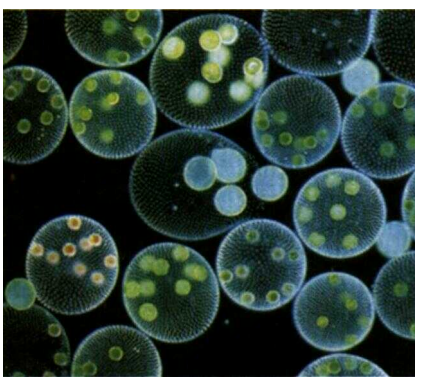


10.5
Este reino compreende a maioria das bactérias, que são organismos procarióticos. (a) Lactobacillus acidophilus, *a bactéria que coalha o leite.* (b) *Uma colônia gelatinosa da cianobactéria* Nostoc. *Cyanobacteria é um dos mais abundantes grupos de bactérias fotossintetizantes.* (c) Oscillatoria, *outra Cyanobacteria, na qual a forma de crescimento é filamentoso.*

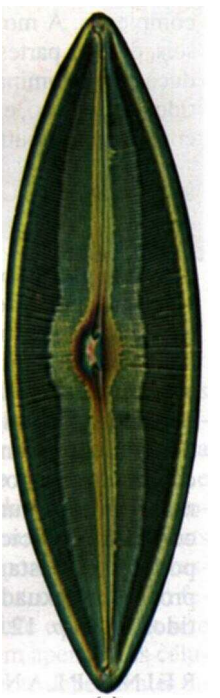


10.6
Archaebacteria. Bactérias produtoras de metano, como as com células mostradas aqui, produzem metano a partir de dióxido de carbono e gás hidrogênio. Elas são anaeróbicas e podem por isso viver apenas na ausência de oxigênio — uma condição que prevaleceu na terra jovem, mas que ocorre hoje apenas em ambientes isolados, como em estrume e na lama do fundo dos pântanos.

(a)



(c)



(e)

(b)

(d)

10.7
Protista. (a) *Plasmodium de um mixomicete,* Physarum, *crescendo sobre uma folha.* (b) Postelsia palmiformis, *a "sea palm" (divisão Phaeophyta), crescendo em rochas da região entre-marés na ilha de Vancouver, Colúmbia Britânica.* (c) *Volvox, uma alga verde colonial móvel (divisão Clorophyta).* (d) Sebdenia polydactyla, *uma alga vermelha (divisão Rodophyta).* (e) *Uma diatomaceae (divisão Chrisophyta) mostrando a carapaça intrincadamente ornamentada, característica deste grupo.*

Os ciclos reprodutivos dos protistas são variados, mas tipicamente envolvem tanto divisão celular como reprodução sexuada. Os protistas podem ser móveis por flagelos 9 + 2, cílios ou movimentos amebóides, ou podem ser sésseis. Os grupos predominantemente unicelulares de protistas incluídos neste livro são discutidos no Cap. 13, e os três maiores grupos de algas — algas verdes, algas pardas e algas vermelhas — são discutidos no Cap. 14. Os protistas heterotróficos conhecidos como protozoa — em outras palavras, aqueles que têm sido historicamente tratados como animais ao invés de plantas — não estão incluídos neste texto.

Em resumo, o reino Protista inclui um grupo heterogêneo de eucariontes unicelulares, coloniais e pluricelulares que não apresentam nenhuma das características distintivas de animais, plantas ou fungos.

REINO ANIMALIA

Os animais são organismos pluricelulares com células eucarióticas que não possuem paredes celulares, plastídios e pigmentos fotossintetizantes. A nutrição é primariamente ingestiva com a digestão em uma cavidade interna, mas em algumas formas é por absorção, e alguns grupos não possuem a cavidade digestiva interna. O nível de organização e a diferenciação de tecidos em animais complexos excede de longe os de outros reinos, particularmente com a evolução de sistemas sensoriais e neuromotores complexos. A mobilidade dos organismos (ou, em formas sésseis, de suas partes) está baseada em fibrilas contráteis. A reprodução é predominantemente sexuada. Os animais não são discutidos neste livro, exceto em relação a algumas de suas interações com plantas e outros organismos.

REINO FUNGI

Fungos (Fig. 10.8) são eucariontes sésseis, filamentosos, que não possuem plastídios nem pigmentos fotossintetizantes e absorvem seus nutrientes de organismos mortos ou vivos. Os fungos têm sido tradicionalmente agrupados com plantas, mas não há mais nenhuma dúvida de que os fungos são de fato uma linha evolutiva independente. Além de seu hábito de crescimento filamentoso, os fungos têm pouco em comum com qualquer um dos grupos que têm sido classificados como alga. As paredes das células dos fungos incluem uma matriz de quitina. As estruturas nas quais os fungos formam seus esporos são freqüentemente complexas. O ciclo de reprodução dos fungos, que também podem ser bastante complexos, tipicamente envolve tanto processos sexuados como assexuados. Os fungos são discutidos no Cap. 12.

REINO PLANTAE

Plantas — as três divisões de Bryophyta (musgos, hepáticas e antóceros) e as nove divisões de plantas vasculares — constituem o reino dos organismos fotossintetizantes adaptados para vida na terra. Seus ancestrais eram algas verdes especializadas. Todas as plantas são pluricelulares e compostas por células eucarióticas vacuoladas com paredes de celulose. Seu principal meio de nutrição é a fotossíntese, embora poucas plantas tenham se tornado heterotróficas. Durante a evolução das plantas na terra ocorreu diferenciação estrutural com tendências à evolução de órgãos especializados para fotossíntese, fixação e sustentação (Fig. 10.9). Em plantas mais complexas, tal organização produziu tecidos fotossintetizantes, vascular e de revestimento especializados. A reprodução nas plantas é primariamente sexuado com ciclos de alternância de gerações haplóide e diplóide; nos membros mais avançados do reino, a geração haplóide (gametófito) reduziu-se durante o curso da evolução. As briófitas são discutidas no Cap. 15 e as plantas vasculares, nos Caps. 16.19.

Reprodução Sexuada

Os procariontes possuem vários meios de sofrer recombinação genética. Como descrito em maiores detalhes no Cap. 11, uma porção do material genético de uma bactéria pode ser transferido de uma célula para outra, mas não existe nenhum mecanismo comparável à meiose pelo qual ele possa então ser regularmente transmitido com o material genético da célula receptora. O único método de transmissão regular da nova informação genética em procariontes é a incorporação do novo fragmento na mólecula de DNA da bactéria receptora, um sistema que não é preciso nem facilmente reprodutível.

A reprodução sexuada, que envolve uma alternância regular entre meiose e fecundação, tem uma alta vantagem seletiva devido ao seu mecanismo primário que produz e mantém a variabilidade em populações naturais de eucariontes. A variabilidade, como vimos no Cap. 9, é a característica básica que torna possível o ajuste dos organismos vivos ao seu ambiente através do processo de evolução.

A EVOLUÇÃO DA DIPLOIDIA

Os primeiros organismos eucarióticos eram provavelmente haplóides e assexuados, mas uma vez estabelecida a reprodução sexuada, o palco foi preparado para a evolução da diploidia. Parece provável que esta condição apareceu pela primeira vez quando duas células haplóides se combinaram para formar um zigoto diplóide; tal evento provavelmente ocorreu repetidas vezes. Presumivelmente o zigoto dividiu-se imediatamente por meiose (meiose zigótica), restaurando assim a condição haplóide (Fig. 10.10a). Em organismos com este tipo simples de ciclo de vida (eucariontes primitivos e fungos), o zigoto é a única célula diplóide.

Por "acidente" — um acidente que ocorreu um certo número de vezes em linhas evolutivas separadas — alguns destes zigotos dividiram-se mitoticamente ao invés de meioticamente e, como conseqüência, produziram um organismo que era composto por células diplóides, com a meiose ocorrendo posteriormente. Em animais a meiose tardia (meiose gamética) resulta na produção de gametas (óvulos e espermatozóides). Se eles se aproximarem, estes gametas fundem-se, um evento que imediatamente restaura o estado diplóide (Fig. 10.10b). Conseqüentemente, em animais, os gametas são as únicas células haplóides.

Em plantas, a meiose (meiose espórica) resulta na produção de esporos, não de gametas. Esporos são células que podem se dividir diretamente por mitose para produzir um organismo pluricelular haplóide; diferente do que ocorre com os gametas, que só podem se desenvolver após a fusão com outro gameta. Organismos haplóides pluricelulares que apareceram em alternância com formas diplóides são encontrados em plantas; em algumas algas pardas, vermelhas e verdes; e em dois gêneros muito relacionados de quitrídios e um ou mais grupos de protistas não discutidos neste livro. Tais organismos exibem o fenômeno conhecido como **alternância de gerações** (Fig. 10.10c). Entre as plantas, a geração haplóide produtora de gameta é chamada

(a)

(b)

(c)

(d)

(e)

10.8
Fungi. (a) *Líquen* Herpothallon sanguineum, *crescendo em um tronco de árvore.* (b) *Uma mosca de flor* (Syrphus) *que foi morta pelo fungo* Entomophthora muscae, *um zigomiceto.* (c) *Um fungo da família Clavariaceae.* (d) *Cogumelos (provavelmente gênero* Mycena*), com gotas de orvalho, crescendo em uma floresta pluvial no Peru.* (e) Scleroderma aurantium.

de **gametófito**, e a geração diplóide produtora de esporos é chamada de **esporófito**. Esta mesma terminologia é usada para algas assim como para alguns outros grupos.

Em algumas algas — a maioria das algas vermelhas, muitas algas verdes, poucas algas pardas — as formas haplóide e diplóide exibem a mesma aparência externa. Tais tipos de ciclos de vida exibem uma alternância **isomorfa** de gerações.

Em contraste com o ciclo de vida discutido anteriormente, existem alguns em que as formas haplóide e diplóide não são idênticas. Durante a história destes grupos, ocorreram mutações que foram expressadas em apenas uma geração, embora os alelos estejam, obviamente, presentes tanto na geração diplóide como na haplóide. Em ciclos de vida deste tipo, o gametófito e o esporófito se tornaram notavelmente diferentes um do outro, e se originou uma alternância de gerações **heteromorfas**. Tais ciclos de vida são característicos de plantas e de algumas algas pardas e vermelhas.

Nas Bryophyta (musgos, hepáticas e antoceros), o gametófito é dominante; ele é nutricionalmente independente e geralmente maior que o esporófito, que pode ser mais complexo estruturalmente. Nas plantas vasculares, por outro lado, o esporófito domina; ele é muito maior e mais complexo que o gametófito, que é nutricionalmente dependente do esporófito em quase todos os grupos.

A diploidia permite o armazenamento de mais informações genéticas e assim talvez permita uma expressão mais sutil da carga genética do organismo no curso do desenvolvimento. Esta pode ser a razão de o esporófito ser a geração maior, complexa e independente das plantas vasculares. Uma das tendências evolutivas mais claras neste grupo, que domina a maioria dos habitats terrestres, é o aumento da dominância do esporófito e a supressão do gametófito. Entre as plantas com flores, o gametófito feminino é um corpo microscópico que consiste em apenas sete células, e o gametófito masculino consiste em apenas três células. Estes dois gametófitos são nutricionalmente dependentes do esporófito.

E

Os biólogos desenvolveram métodos para nomear e classificar os organismos que permitem a eles designar um organismo de forma muito precisa, um fator essencial na comunicação científica. A classificação de um organismo também revela suas relações com outros seres vivos.

Os organismos são designados cientificamente por um nome que consiste em duas palavras — um binômio. A primeira

(a)

(b)

(c)

(d)

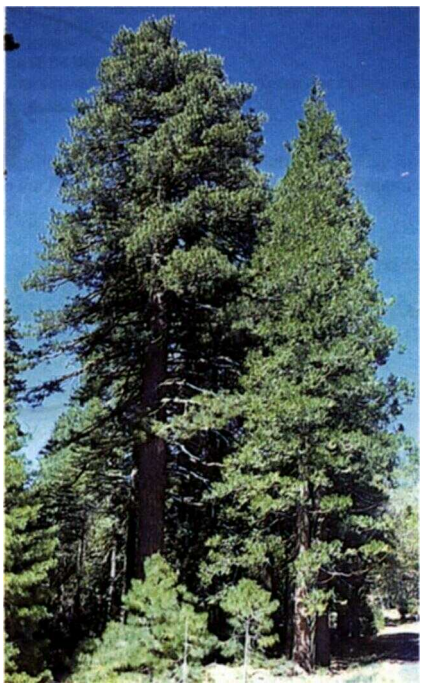
(e)

(f)

(g)

(h)

(i)



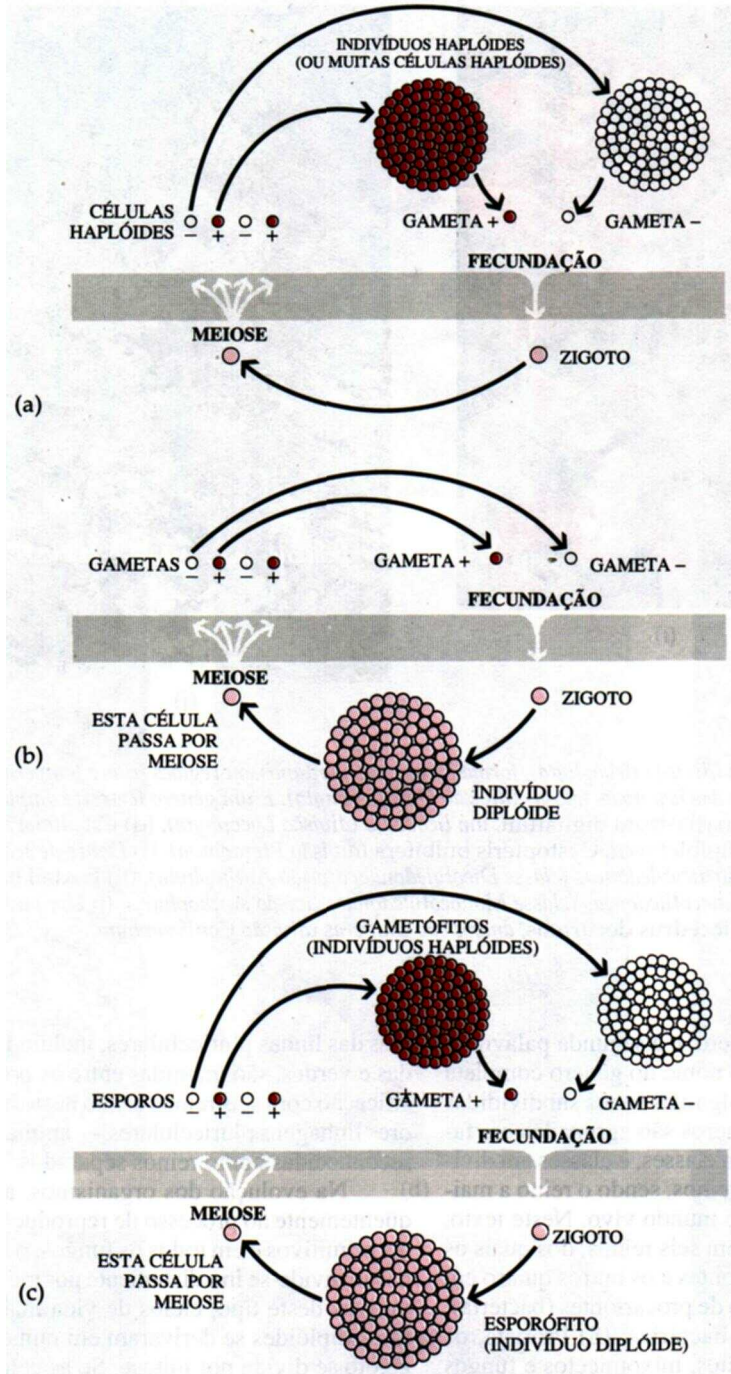
(j)

10.9
Plantas. (a) Sphagnum, *o* peat mosses *(divisão Bryophyta), forma extensivos pântanos em regiões frias e temperadas do mundo.* (b) Marchantia *é de longe a mais conhecida das hepáticas talosas (divisão Hepaticophyta). É um gênero terrestre amplamente distribuído que cresce em solos úmidos e rochas.* (c) Diphasiastrum digitatum, *um licopódio (divisão Lycophyta).* (d) *Cavalinha de floresta,* Equisetum sylvaticum *(divisão Sphenophyta).* (e) Bulblet fern, Cystopteris bulbifera *(divisão Pterophyta).* (f) *Dente-de-leão,* Taraxacum officinale, *e* (g) *cacto,* Mammillaria microcarpa, *são dicotiledôneas (classe Dicotyledonae, divisão Anthophyta).* (h) Foxtail barley, Hordeum jubatum, *e* (i) Cymbidium, *uma orquídea, são monocotiledôneas (classe Monocotyledonae, divisão Anthophyta).* (j) *Um pinheiro* sugar pine, Pinus lambertiana *e* incense cedar *cedro,* Calocedrus decurrens, *ambos são coníferas (divisão Coniferophyta).*

palavra no binômio é o nome do gênero, e a segunda palavra, o epíteto específico, combinada com o nome do gênero completa o nome da espécie. As espécies são algumas vezes subdivididas em subespécies e variedades. Os gêneros são agrupados em famílias, famílias em ordens, ordens em classes, e classes em divisões. As divisões são agrupadas em reinos, sendo o reino a maior unidade usada na classificação do mundo vivo. Neste texto, os organismos vivos são agrupados em seis reinos, dos quais os dois primeiros consistem em procariontes e os outros quatro em eucariontes: (1) Eubacteria, um reino de procariontes (bactéria); (2) Archaebacteria, outro reino de bactérias; (3) Protista, os protozoas, algas eucarióticas, quitrídios, mixomicetos e fungos aquáticos; (4) Animalia, organismos pluricelulares não fotossintetizantes; (5) Fungi, os fungos; e (6) Plantae, as briófitas e plantas vasculares, organismos fotossintetizantes que são terrestres e mais complexos que algas.

As mitocôndrias, que são características de todos os eucariontes, provavelmente se originaram de bactérias similares às bactérias purpúreas sem enxofre, enquanto os cloroplastos parecem ter se originado de pelo menos três grupos diferentes de bactérias fotossintetizantes. A presença de cloroplasto em diferentes grupos de eucariontes, portanto, não significa uma relação direta entre eles. A pluricelularidade originou-se independentemente numerosas vezes em diferentes grupos de protistas. Algumas das linhas pluricelulares, incluindo as algas vermelhas, pardas e verdes, são mantidas entre os protistas no sistema de classificação com seis reinos usado neste livro, enquanto as três maiores linhagens pluricelulares — animais, plantas e fungos — são reconhecidas como reinos separados.

Na evolução dos organismos, a diploidia evoluiu subseqüentemente ao processo de reprodução sexuada. Nos eucariontes primitivos e em todos os fungos, o zigoto formado por fecundação divide-se imediatamente por meiose. A partir de ciclos primitivos deste tipo, ciclos de vida mais complexos envolvendo fases diplóides se derivaram em numerosas ocasiões, quando o zigoto se divide por mitose. Se as células haplóides produzidas por meiose funcionam imediatamente como gametas, o resultado é o tipo de ciclo de vida encontrado em animais e alguns grupos de protistas. Se as células haplóides dividem-se por mitose, como em muitos grupos de algas, todas as plantas e dois gêneros de quitrídios (Protista), eles são considerados esporos; a geração diplóide que dá origem a tais esporos é chamada esporófito. A geração haplóide que se desenvolve dos esporos por mitose é chamada gametófito; ela produz gametas por mitose. Se o gametófito e o esporófito de um ciclo de vida particular são aproximadamente iguais em tamanho e complexidade, a alternância de gerações é isomorfa; se eles diferem amplamente em tamanho e complexidade, o ciclo é heteromorfo.



10.10
Diagramas dos principais tipos de ciclos de vida. Nestes diagramas, a fase diplóide do ciclo localiza-se abaixo da barra larga, e a fase haplóide ocorre acima dela. As quatro setas brancas significam a produção de meiose; a seta branca solitária representa a oosfera fecundada, ou zigoto.

(a) *Na meiose zigótica, o zigoto divide-se por meiose para formar quatro células haplóides, que se dividem por mitose para produzir mais células haplóides ou um indivíduo haplóide que eventualmente dará origem a gametas por diferenciação. Este tipo de ciclo de vida é encontrado em* Chlamydomonas *e em numerosas outras algas e nos fungos.*

(b) *Na meiose gamética, gametas diplóides são formados por meiose em um indivíduo diplóide e fundem-se para formar um zigoto diplóide que se divide para produzir um outro indivíduo diplóide. Este tipo de ciclo de vida é característico da maioria dos animais e alguns protistas (Oomycota), assim como na alga parda* Fucus.

(c) *Na meiose espórica, o esporófito, ou indivíduo diplóide, produz esporos haplóides como resultado da meiose. Estes esporos não funcionam como gametas mas passam por divisão mitótica. Isto dá origem a indivíduos pluricelulares haplóides (gametófitos), que finalmente produzem gametas que se fundem para formar zigotos diplóides. Estes zigotos, por sua vez, diferenciam-se em indivíduos diplóides. Este tipo de ciclo de vida, conhecido como alternância de gerações, é característico das plantas e muitas algas. Um tipo similar de ciclo de vida é encontrado no quitrídio* Allomyces *e em um outro gênero muito relacionado e em alguns poucos grupos de protistas não incluídos neste livro.*

Sugestão para Leituras Adicionais

Bold, Harold G., C.S. Alexopoulos, and T. Delevoryas: *Morphology of Plants and Fungi,* 4th ed., Harper & Row, Publishers, Inc., New York, 1980.

Um tratamento bem ilustrado e amplo da diversidade de plantas, algas e fungos.

Gledhill, D.: *The Names of Plants,* Cambridge University Press, Cambridge, England, 1985.

Uma discussão concisa e notável das regras e procedimentos pelos quais as plantas são nomeadas, com um bom glossário.

Jones, S.B., and Arlene E. Luchsinger: *Plant Systematics,* 2d ed., McGraw-Hill Book Company, New York, 1986.

Um bom e prático tratado geral para o campo.

Margulis, Lynn: *Symbiosis in Cell Evolution,* W. H. Freeman and Company, New York, 1981.

Um fascinante discurso sobre a origem das células eucarióticas por eventos simbióticos seriais.

Margulis, Lynn and Karlene V. Schwartz: *Five Kingdoms: An Illustrated Guide to the Phyla of Life on Earth,* 2d ed., W. H. Freeman and Company, New York, 1988.

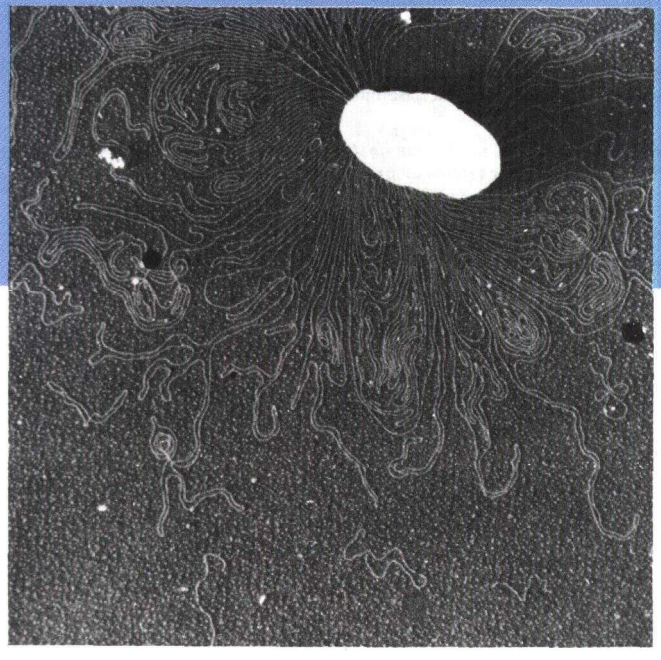
Um apanhado excelente e conciso sobre a diversidade da vida na terra.

Scagel, Robert F., et al.: *Nonvascular Plants: An Evolutionary Approach,* Wadsworth Publishing Co., Inc., Belmont, Calif., 1982.

Uma revisão exaustiva, totalmente ilustrada, da diversidade de briófitas, fungos, bactérias e aqueles grupos de protistas tratados neste livro.

CAPÍTULO 11

Bactérias e Vírus



11.1
Devido à forma como foi preparada, esta célula de Escherichia coli, *bactéria comum no cólon, está liberando seu DNA. O cromossomo bacteriano consiste em uma única molécula gigante de DNA, contendo em torno de 400.000 pares de base. Os círculos menores de DNA, visíveis à esquerda, na base da micrografia, são plasmídeos com aproximadamente 5.000 pares de base. (Os pontos negros são orifícios no filme plástico no qual a preparação foi feita; pontos brancos espalhados podem ser partículas de poeira ou pedaços da célula.)*

De todos os organismos, as bactérias — os procariontes — são os de estrutura mais simples, os menores fisicamente e os mais abundantes em termos de número de indivíduos (Fig. 11.1). Elas compõem os reinos bastante distintos Eubacteria e Archaebacteria. As bactérias são muito diferentes sob o aspecto metabólico, e vários grupos são fotossintetizantes. Suas células são bastante pequenas, geralmente medindo 1 a 10 micrômetros de diâmetro, quando comparadas com a maioria das células eucarióticas, que medem 10 a 100 micrômetros, e esta diferença no diâmetro reflete uma enorme diferença no volume. A organização de uma célula procariótica, como foi visto no Cap. 2, é muito mais simples do que de qualquer célula eucariótica. Embora individualmente as bactérias sejam bastante pequenas, estima-se que o peso total das bactérias existentes no mundo exceda aquele de todos os outros organismos vivos somados; no mar, por exemplo, as bactérias compõem aproximadamente 90% do peso total de todos os organismos. Em um único grama de solo agrícola fértil, pode haver 2,5 bilhões de bactérias, 400.000 fungos, 50.000 algas e 30.000 protozoários! Aproximadamente 2.500 espécies de bactérias são reconhecidas, mas muitas mais aguardam ser descobertas.

Durante pelo menos 2 bilhões de anos, as bactérias foram as únicas formas de vida na Terra. A Terra tem aproximadamente 4,5 bilhões de anos, e as rochas sedimentares mais velhas conhecidas, da Groenlândia, têm aproximadamente 3,9 bilhões de anos. Os mais antigos fósseis, com 3,5 bilhões de anos, são provenientes da Austrália Ocidental (ver Fig. 1.1), enquanto outras, tão antigas quanto estas, têm sido encontradas na África do Sul. Tanto a natureza de alguns destes fósseis como a composição química das rochas nas quais eles são encontrados indicam que a fotossíntese já ocorria, naquela época. Em contraste com estes registros de bactérias, os mais antigos eucariontes têm aproximadamente 1,5 bilhão de anos.

Neste capítulo, considerar-se-ão não somente as bactérias, mas também os vírus, que são ainda menores que as bactérias. Um vírus consiste primariamente em um genoma que se auto-replica dentro de uma célula hospedeira, direcionando os mecanismos desta célula para a síntese dos ácidos nucléicos e das proteínas virais. Uma vez que nenhum vírus pode replicar-se por si só, eles não são considerados organismos vivos, de acordo com o sentido

usual de "vivo". A maioria dos vírus evidentemente se originou a partir de fragmentos do material genético de bactérias.

Características das Bactérias

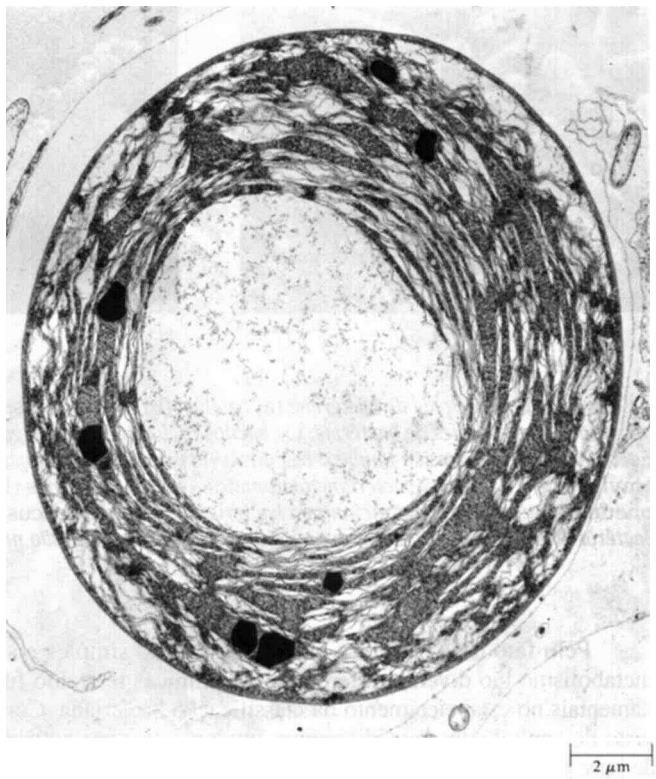
ESTRUTURA E CLASSIFICAÇÃO DAS BACTÉRIAS

As bactérias carecem de um núcleo organizado, circundado por um envelope nuclear (ver Cap. 2). Elas não possuem cromossomos complexos como os dos eucariontes, mas possuem uma grande molécula circular de DNA — o denominado "cromossomo bacteriano". Dentro do citoplasma há vários ribossomos e inclusões granulares. O DNA é encontrado em uma área menos granular, o **nucleóide**. As bactérias não se reproduzem sexuadamente, embora a recombinação genética ocorra ocasionalmente, nas Eubacteria. Ao contrário dos eucariontes, as bactérias nunca são verdadeiramente multicelulares. Embora algumas bactérias formem filamentos ou massas celulares, estas células estão ligadas entre si, ou porque suas paredes não se separaram completamente após a divisão celular, ou porque elas se mantêm unidas dentro de uma mesma cápsula gelatinosa ou bainha mucilaginosa. Plasmodesmas entre tais células ligadas são extremamente raros, ocorrendo apenas em poucas espécies de cianobactérias. Conseqüentemente, ao contrário do que ocorre nos eucariontes multicelulares, não há continuidade ou comunicação entre as células bacterianas.

As bactérias não têm organelas circundadas por membranas, mas possuem outras estruturas que desempenham papel similar. A membrana plasmática freqüentemente possui dobras e circunvoluções que se estendem para o interior da célula (Fig. 11.2). Estas membranas internas aumentam a superfície à qual as enzimas se ligam e servem para separar diferentes funções enzimáticas. Em algumas bactérias fotossintetizantes, como as cianobactérias (a princípio erroneamente denominadas "algas verde-azuladas"), os pigmentos fotossintéticos estão localizados nas membranas internas. Em outras, estes pigmentos situam-se em discretos corpos esféricos denominados cromatóforos.

As paredes celulares das bactérias consistem em uma matriz de dissacarídeos combinados com pequenas cadeias de aminoácidos (peptídeos). Em um grupo, as bactérias Gram-positivas (aquelas que fixam o corante cristal violeta quando submetidas à coloração de Gram), a espessura da parede celular varia de 15 a 80 nanômetros, dependendo da espécie. As paredes celulares das bactérias Gram-positivas consistem em uma única macromolécula de **peptideoglicano**, um tipo de composto que não é encontradd nos eucariontes. Nas bactérias Gram-negativas (que não fixam o cristal violeta), uma camada adicional, constituída de grandes moléculas de lipopolissacarídeo (polissacarídeos ligados a lipídios), envolve a camada de peptideoglicano. A parede celular das bactérias Gram-negativas — isto é, a camada de peptideoglicano — tem apenas 10 nanômetros de espessura.

As propriedades adesivas da célula bacteriana são determinadas por uma camada de fibras emaranhadas de polissacarídeos, chamada **glicocálix**. Embora as bactérias nem sempre formem glicocálix, quando são cultivadas em laboratório, esta estrutura na natureza pode ter um papel fundamental na iniciação e evolução da infecção bacteriana, mediando a adesão da bactéria a diferentes substratos. Através de reações enzimáticas que ocorrem no glicocálix, por exemplo, determinadas bactérias têm a capacidade de colonizar a superfície esmaltada intacta dos dentes, assim como outros substratos aparentemente resistentes.

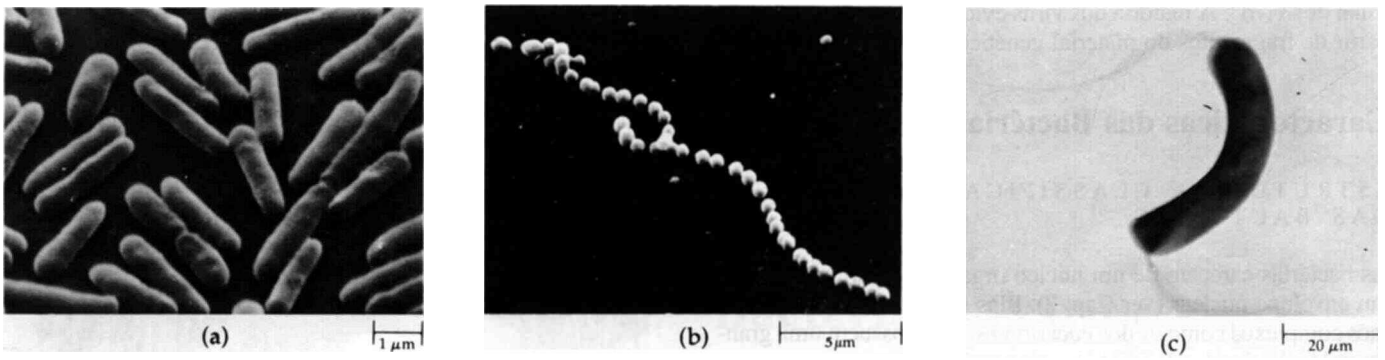


11.2
Uma célula da bactéria Prochloron, *mostrando a extensa estrutura da membrana interna.* Prochloron *é uma bactéria fotossintetizante, com clorofilas a e b e carotenóides, os mesmos pigmentos encontrados nas algas verdes e nas plantas.*

Uma camada gelatinosa — a **cápsula** — é muitas vezes formada externamente à parede celular bacteriana. A cápsula é aparentemente secretada através da parede pelo protoplasto bacteriano. Da mesma forma que a parede celular, a cápsula é composta de polissacarídeos, mas não está firmemente ligada à bactéria e pode ser removida por lavagem vigorosa.

A forma e a composição celular das bactérias variam bastante, porém a morfologia celular é, mesmo assim, um caráter útil para a classificação bacteriana. As bactérias alongadas, em forma de bastão, são conhecidas como **bacilos**; as esféricas, como **cocos**; e as longas e espiraladas, como **espirilos** (Fig. 11.3). Bacilos ou cocos podem unir-se para formar cadeias, e este comportamento é característico de determinados gêneros. Os actinomicetos são um grupo que tipicamente forma cadeias (Fig. 11.4b).

Certos tipos de bactérias têm flagelos muito delgados, rígidos e helicoidais, cada um deles várias vezes maior do que a célula à qual está ligado. Por não possuírem microtúbulos, estes flagelos diferem muito daqueles dos eucariontes (Cap. 1). Os flagelos bacterianos, que giram bastante rapidamente, permitem à bactéria nadar com movimento irregular. Medem 3 a 12 micrômetros de comprimento e apenas 10 a 20 nanômetros de espessura — geralmente muito finos para serem visualizados ao microscópio óptico (Fig. 11.5). As fímbrias, que são encontradas em certas bactérias, são semelhantes aos flagelos, porém mais curtas e menos espessas (Fig. 11.6); algumas podem desempenhar papel na transferência de material genético em algumas bactérias. As fímbrias também têm importância na fixação das bactérias às superfícies.



11.3
As três formas principais de bactérias: (a) *bacilos,* (b) *cocos e* (c) *espirilos. A morfologia celular é uma característica relativamente constante, na maioria das espécies de bactérias. Os bacilos incluem os microrganismos que causam o tétano* (Clostridium tetani), *bem como a conhecida* Escherichia coli. *Eles são também responsáveis por muitas doenças de plantas, incluindo o* fire blight *das peras e das maçãs* (Erwinia amylovora) *e a murcha bacteriana de tomates, batatas e bananas* (Pseudomonas solanacearum). *Entre os cocos estão o* Diplococcus pneumoniae, *o agente da pneumonia bacteriana; o* Streptococcus lactis, *agente comum do azedamento do leite; e o* Nitrosococcus nitrosus, *bactéria do solo que oxida amônia a nitritos. Os espirilos, que são menos comuns, são enrolados helicoidalmente.*

Pelo fato de a estrutura bacteriana ser tão simples e seu metabolismo tão diverso, diferenças bioquímicas têm sido fundamentais no estabelecimento da classificação bacteriana. Como visto no capítulo anterior, diferenças fundamentais na seqüência de base dos RNAs ribossômicos indicam a existência de dois reinos bastante distintos de bactérias, Eubacteria e Archaebacteria. Outras diferenças bioquímicas separam os diversos membros destes dois reinos, incluindo-se a presença de ácido murâmico na parede celular das Eubacteria, composto este não encontrado em outros organismos. Parece bastante provável que as Archaebacteria sejam mais relacionadas aos eucariontes do que as Eubacteria, e muitas descobertas interessantes a este respeito surgem, à medida que investigações mais minuciosas são feitas.

Para as finalidades da presente discussão, devem-se considerar inicialmente os aspectos gerais de todas as bactérias — os procariontes — em conjunto e, então, discutir os aspectos particulares das Eubacteria e Archaebacteria, separadamente.

ECOLOGIA BACTERIANA

As bactérias ocorrem em todos os ambientes, e graças às suas características metabólicas incomuns, algumas podem sobreviver em ambientes que não permitem outra forma de vida. As bactérias, em sua maioria, são heterotróficas — organismos que não conseguem sintetizar compostos orgânicos a partir de substâncias inorgânicas simples, mas necessitam empregar outros organismos como fonte desses compostos. O maior grupo de bactérias heterotróficas é o dos **saprófitas**, que obtêm seus nutrientes a partir de matéria orgânica em decomposição. As bactérias saprófitas e os fungos são responsáveis pela decomposição e reciclagem do material orgânico no solo. Outras espécies de bactérias são autotróficas — sintetizam compostos orgânicos a partir de inorgânicos precursores, seja por fotossíntese (fotoautotróficos) seja por quimiossíntese (quimioautotróficos).

As bactérias quimioautotróficas obtêm a energia necessária para suas reações de síntese de uma única forma: a partir da oxidação de compostos inorgânicos reduzidos, contendo nitrogênio, enxofre (ver Fig. 11.10d) e ferro, ou da oxidação do hidrogênio gasoso. Os compostos inorgânicos que estas bactérias oxidam fornecem uma fonte de energia, assim como a luz para os organismos fotossintetizantes. Sua fonte de carbono, no entanto, é a mesma: o dióxido de carbono.

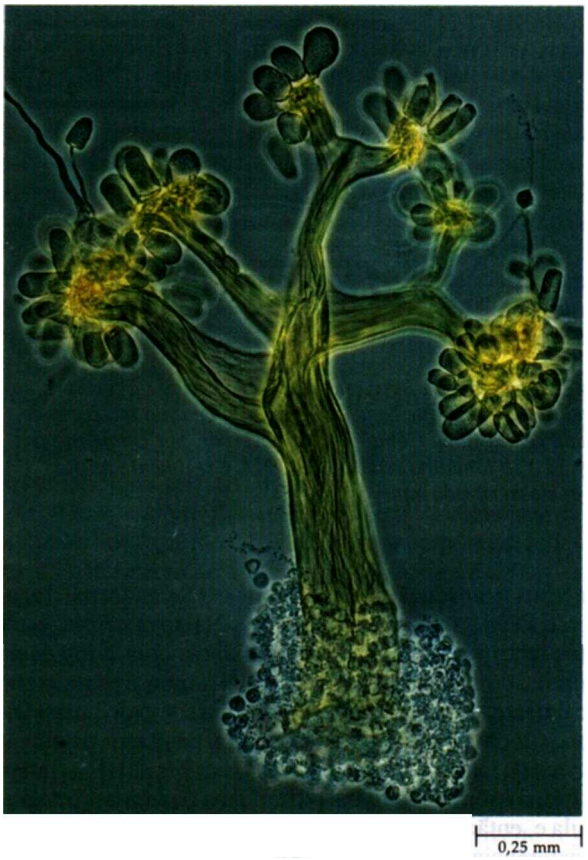
Algumas bactérias são **anaeróbias obrigatórias**; elas vivem somente na ausência de oxigênio. Outras são **anaeróbias facultativas**; podem sobreviver e proliferar sem oxigênio, mas proliferam mais vigorosamente na sua presença. A respiração (que requer oxigênio) resulta em muito mais energia do que a fermentação, como foi discutido no Cap. 6. Certas bactérias conseguem proliferar a temperaturas muito altas, por exemplo, ao redor de fendas no fundo do mar, onde a temperatura pode se aproximar de 360°C; outras proliferam a temperaturas próximas ao ponto de congelamento da água e podem sobreviver indefinidamente quando a temperatura é ainda mais baixa.

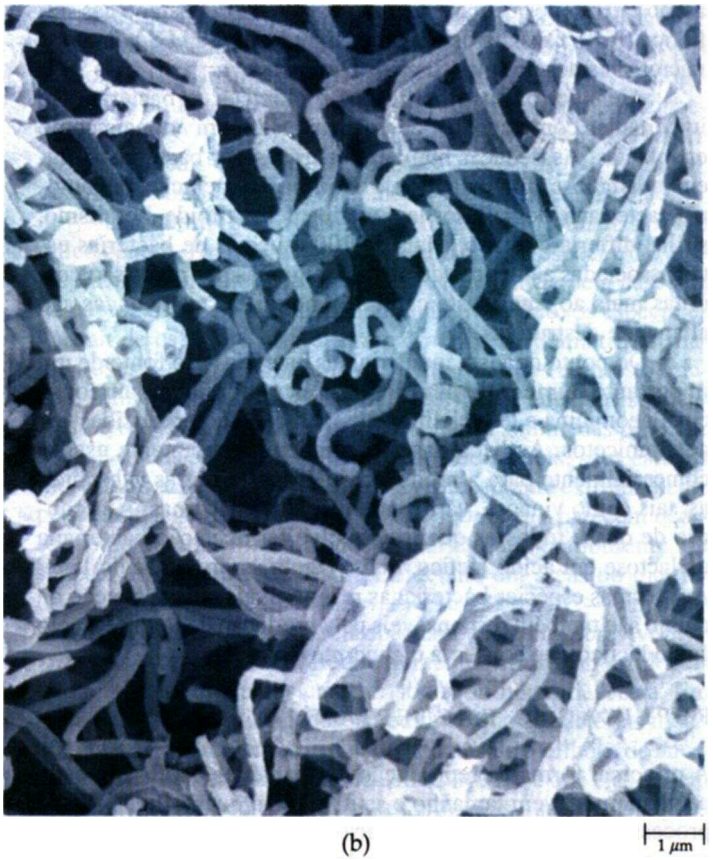
As bactérias desempenham papel fundamental no funcionamento do ecossistema do planeta. As bactérias autotróficas são as que mais contribuem para o balanço global do carbono; o papel de outros grupos de bactérias na fixação do nitrogênio atmosférico é também de suma importância (ver adiante). Através da ação de decompositores, os materiais incorporados nos corpos de organismos vivos são liberados e ficam disponíveis por sucessivas gerações. Mais de 90% da produção de CO_2 na biosfera, que não está associada às atividades humanas, resultam da atividade metabólica de bactérias e fungos. A capacidade que certas bactérias possuem de decompor substâncias sintéticas, tais como petróleo, pesticidas e tintas, pode levar a um amplo emprego destes organismos na limpeza de derramamentos e decomposição de lixo, quando as técnicas de utilização de tais bactérias estiverem mais desenvolvidas.

Como exemplo da maneira pela qual as bactérias participam dos processos biológicos globais, considerar-se-á o elemento enxofre. O enxofre é colocado à disposição de plantas (que não podem utilizar o elemento enxofre) por bactérias quimioautotróficas, como algumas cepas de *Thiobacillus*, que oxidam o enxofre a sulfato:

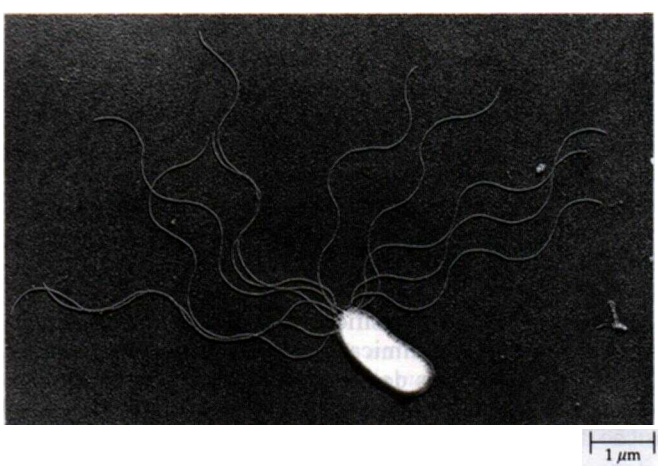
$$2S + 2H_2O + 3O_2 \rightarrow 4H^+ + 2SO_4^{2-}$$

Os sulfatos são acumulados pelas plantas, e o enxofre é incorporado em proteínas. A degradação de proteínas (ver Cap. 27) libera, entre outros, os aminoácidos contendo enxofre, e algumas bactéri-

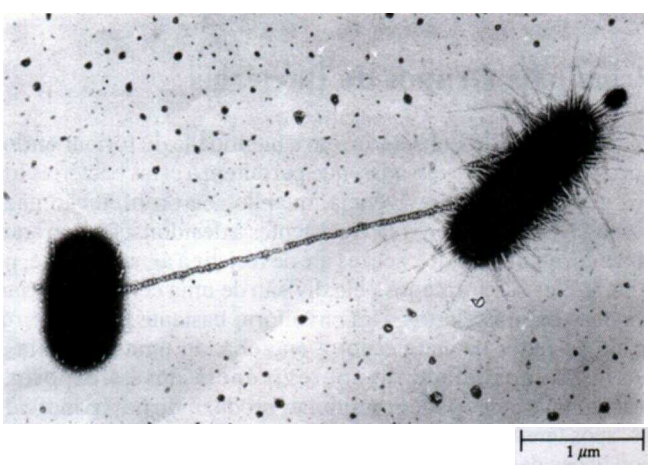




11.4
Dois dos variados tipos de bactérias. (a) *Mixobactéria, ou bactéria deslizante, possui um padrão de organização semelhante ao dos mixomicetos (ver Cap. 13). Esta é uma micrografia de um corpo de frutificação de* Chondromyces crocatus. *Cada corpo de frutificação, que pode conter até 1 milhão de células, consiste em um talo central, que se ramifica para formar grupamentos de esporos unicelulares. Normalmente, as mixobactérias são bastões que deslizam juntos e, finalmente, se diferenciam nos tipos de corpos mostrados aqui.* (b) *Actinomicetos são abundantes no solo, onde são bastante responsáveis pelo odor de "mofo" dos solos úmidos e pela decomposição da matéria orgânica.* Streptomyces scabies, *o agente da doença da sarna da batata, é mostrado nesta figura.*



11.5
Flagelos de Pseudomonas marginalis, *uma bactéria de ocorrência comum, amplamente distribuída nos solos. Ela causa a doença da podridão branda encontrada em muitos legumes suculentos e folhosos.*



11.6
Fímbrias em Escherichia coli. *A fímbria de conjugação liga as duas células e muitas fímbrias menores podem ser observadas na célula bacteriana à direita.*

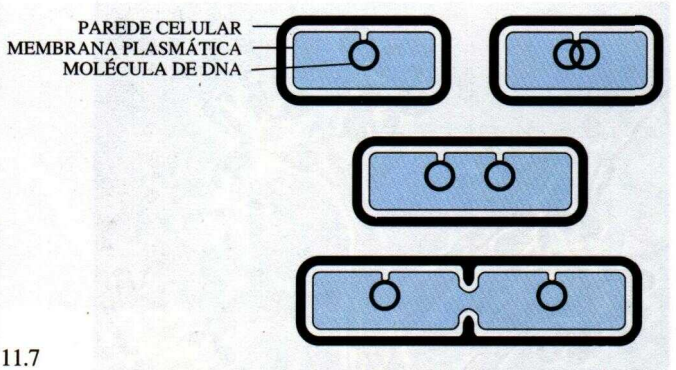
as são capazes de quebrar estes aminoácidos para liberar o gás sulfídrico (H_2S). Os sulfatos são também reduzidos a H_2S por certos microrganismos do solo, como os *Desulfovibrio*.

Além dos outros significados ecológicos, as bactérias são importantes como agentes de doenças, tanto em animais como em plantas. As doenças humanas causadas por bactérias incluem tuberculose, cólera, antraz, gonorréia, coqueluche, pneumonia bacteriana, doença dos legionários, febre tifóide, botulismo, sífilis, difteria e tétano. Mais de 200 espécies de bactérias estão associadas a doenças de plantas, algumas das quais são descritas mais ao final deste capítulo; muitas destas doenças são altamente destrutivas.

Do ponto de vista industrial, as bactérias são fonte de um importante número de antibióticos: estreptomicina, aureomicina, neomicina e tetraciclina, por exemplo, são produzidas por actinomicetos. As bactérias são, também, amplamente usadas comercialmente para a produção de drogas e outras substâncias, tais como vinagre, vários aminoácidos e enzimas. A produção de quase todos os queijos envolve fermentação bacteriana da lactose em ácido láctico, que coagula as proteínas do leite. As mesmas espécies bacterianas responsáveis pela produção de queijo são também responsáveis pela produção de iogurte e pelo ácido láctico que conserva o chucrute e o picles.

REPLICAÇÃO BACTERIANA

A principal forma de reprodução nas bactérias é a **fissão**: cada célula aumenta em tamanho e se divide em duas células. Neste processo, a membrana plasmática e a parede celular crescem para o interior da célula, dividindo-a ao meio (Fig. 11.7). Cadeias de bactérias são formadas quando a parede celular recém-produzida se divide apenas parcialmente. Acredita-se que, durante a fissão, a única molécula circular de DNA-fita dupla, que contém a informação hereditária — o cromossomo bacteriano — fique ligada a um ponto na superfície interior da membrana plasmática. Após a replicação da molécula de DNA, duas moléculas circulares idênticas de DNA se unem lado a lado à membrana plasmática. Nova membrana plasmática e material da parede celular são formados entre estes dois pontos de ligação, à medida que a célula se divide, e a membrana, finalmente, comprime-se entre os dois pontos, fornecendo a cada célula-filha uma molécula idêntica de DNA.



11.7
Diagrama esquemático da ligação do DNA bacteriano à membrana plasmática, ligação esta que leva à distribuição de uma molécula de DNA a cada célula-filha. Como se pode observar, por comparação com a Fig. 11.1, o tamanho relativo do DNA é realmente muito maior do que o mostrado aqui.

Principais Grupos de Bactérias

Poucos grupos de Eubacteria têm a habilidade de formar **endosporos** de paredes espessadas, que permitem a estas bactérias longos períodos de sobrevivência, quando sua proliferação não é possível. Os endosporos são resistentes à desidratação e ao aquecimento, alguns sendo capazes até de resistir à água fervente, por 1 hora. Eles são formados pela divisão de uma célula bacteriana em duas ou mais partes. Um envoltório bastante espesso é formado ao redor de cada esporo, englobando uma molécula de DNA. A capacidade de sobrevivência destes esporos é inacreditável; eles podem germinar, produzindo novos indivíduos, após terem permanecido por décadas ou mesmo séculos sob condições desfavoráveis à proliferação.

Nas bactérias, a recombinação genética ocorre após a transferência de um pedaço de molécula de DNA de uma célula para outra. Estes fragmentos podem ser transmitidos por contato direto (conjugação; ver Fig. 11.6), ser levados para dentro da célula por um vírus (transdução), ou entrar na célula na forma de solução, como DNA "nu" (transformação). Na nova célula, estes fragmentos tanto podem agir em consonância com a molécula cromossômica do DNA, para produzir RNA mensageiro, como podem realmente ser incorporados ao cromossomo do hospedeiro. Em quase todas as células bacterianas há pequenos fragmentos circulares de DNA — os **plasmídeos** (ver Fig. 11.1) — além do DNA cromossômico. Alguns plasmídeos podem ser integrados à célula e, então, replicar junto com o cromossomo bacteriano. A transferência de plasmídeos por conjugação ou por outros métodos é importante na difusão de características, tais como a resistência a antibióticos, de uma espécie de bactéria para outra. A engenharia genética baseia-se, principalmente, na utilização de plasmídeos bacterianos (ver Cap. 25).

Para a maioria das bactérias, nas quais a recombinação genética não é conhecida, a mutação é a maior fonte de variabilidade, que permite à bactéria ajustar-se às novas condições. Uma vez que, sob ótimas condições, algumas espécies de bactérias se dividem a cada 12,5 minutos, mutações podem estabelecer-se rapidamente em uma população. Mesmo quando ocorre recombinação genética, a mutação ainda fornece a variabilidade básica, como ocorre em todos os organismos.

Devem-se considerar agora mais profundamente alguns dos principais grupos de procariontes, enquadrados nos dois reinos, Archaebacteria e Eubacteria. Os grupos de Eubacteria selecionados para abordagem neste capítulo são aqueles que julgamos de particular importância evolutiva e ecológica. Estes incluem as cianobactérias, os micoplasmas, as bactérias fotossintetizantes, as fixadoras de nitrogênio e as causadoras de doenças em plantas.

ARCHAEBACTERIA

As Archaebacteria são diversificadas, mas têm em comum muitas características bioquímicas de fundamental importância, incluindo as seqüências de bases nos RNAs ribossômicos, a ausência de ácido murâmico nas suas paredes celulares e a composição de lipídios das suas membranas plasmáticas. As Archaebacteria são diferentes metabolicamente e, de certo modo, também morfologicamente. A recombinação genética não tem sido observada em membros deste reino.

As bactérias metanogênicas, ou **metanógenos** (ver Fig. 10.6), constituem um dos principais grupos de Archaebacteria.

Estas bactérias, que vêm sendo, há muito, reconhecidas como um grupo distinto, uma vez que são os únicos microrganismos que produzem um hidrocarboneto (metano) como seu principal produto metabólico, são anaeróbios estritos. Tais bactérias estão presentes nas estações de tratamento de esgoto, nos pântanos, nas profundezas do oceano e no trato digestivo de bovinos e outros mamíferos ruminantes, onde elas possibilitam a digestão da celulose. As reservas naturais de gás, usadas hoje como combustível, em sua maioria, foram produzidas pela ação de bactérias metanogênicas no passado. Algumas bactérias metanogênicas produzem metano a partir de CO_2 e H_2, obtendo energia neste processo. Três divisões de Archaebacteria metanogênicas são reconhecidas e, provavelmente, outras, em maior número, serão descobertas ou apropriadamente descritas.

Uma das Archaebacteria, *Methanosarcina*, é capaz de fixar o nitrogênio atmosférico, propriedade esta restrita às Eubacteria, e que será discutida mais tarde.

O segundo importante grupo das Archaebacteria consiste em **halófilos** extremos: bactérias que ocorrem em todos os lugares da natureza onde a concentração salina é alta — em locais tais como lagos de sal ou soda, bem como em bacias onde a água do mar é deixada evaporar, originando bancos de sal (Fig. 11.8). Os halófilos proliferam melhor em temperaturas de 35 a 50°C. Um membro deste grupo é o *Halobacterium halobium*, que tem, em sua membrana plasmática, acúmulos de pigmento púrpura, bacteriorrodopsina, que são, na verdade, bombas dirigidas pela luz (*light-driven pumps*). Estes pigmentos permitem que a bactéria elimine prótons, mais do que na fosforilação oxidativa, que ocorre nas mitocôndrias (ver Cap. 6), e aproveite o gradiente de próton para a síntese de ATP — uma fonte de energia. Os membros deste grupo são, entretanto, autotróficos, mas o sistema que os torna assim difere radicalmente daquele encontrado em todos os outros grupos de organismos autotróficos.

Um terceiro importante grupo das Archaebacteria é o das **termofílicas** ("afins ao calor") extremas, sendo a maioria delas bactérias que metabolizam enxofre. Estas bactérias podem ser tanto autotróficas, obtendo sua energia pela formação do gás sulfídrico (H_2S) a partir do elemento enxofre, ou por vias comparáveis, ou heterotróficas. Elas proliferam melhor em temperaturas entre 70 e 150°C e, desta forma, ocorrem em fontes termais e locais similares. O gênero *Pyrococcus*, por exemplo, ocorre próximo a fendas vulcânicas, no mar Mediterrâneo.

Um quarto grupo das Archaebacteria é formado por um único gênero, *Thermoplasma*, contendo uma só espécie. O *Thermoplasma* lembra os micoplasmas (ver adiante), pela ausência de parede celular e pelo tamanho muito reduzido; os espécimes variam de esféricos (0,3 a 2 micrômetros de diâmetro) a filamentosos. Os *Thermoplasma* eram confundidos com os verdadeiros micoplasmas, que são Eubacteria, até que suas seqüências de bases do RNA ribossômico foram examinadas por C.R. Woese e seus colegas da Universidade de Illinois; seus estudos mostraram claramente que ele é um representante extremamente pequeno das Archaebacteria. Os *Thermoplasma* parecem ocorrer somente em montes ácidos de carvão autocomburente, do sudeste da Índia e Pensilvânia Ocidental, em áreas do interior dos montes, onde a temperatura varia entre 32 e 80°C — um habitat bastante raro, onde as Archaebacteria parecem sobreviver.

As Archaebacteria freqüentemente proliferam em locais que lembram ambientes característicos do início da Terra. Em vista das suas peculiaridades, acredita-se que as bactérias metanogênicas possam ter se originado há mais de 3 bilhões de anos, quando havia uma atmosfera rica em CO_2 e H_2, e que elas devem ter persistido em certos ambientes similares àqueles nos quais inicialmente se desenvolveram.

EUBACTERIA

As Eubacteria, com um maior número de importantes linhas evolutivas, famílias e gêneros do que as Archaebacteria, são altamente distintas. Todas as características discutidas neste capí-

11.8
Archaebacteria halofílicas proliferando em reservatórios para evaporação de água do mar (salinas), mostradas em uma foto aérea da região próxima à Baía de São Francisco, na Califórnia. As salinas produzem sal de cozinha, bem como outros sais de valor comercial. À medida que a água evapora e a salinidade aumenta, os halofílicos proliferam, formando massas ou "blooms" que dão coloração rósea ou purpúrea-avermelhada à água do mar.

tulo pertencem às Eubacteria, com exceção dos aspectos particulares já apresentados das Archaebacteria.

Cianobactéria

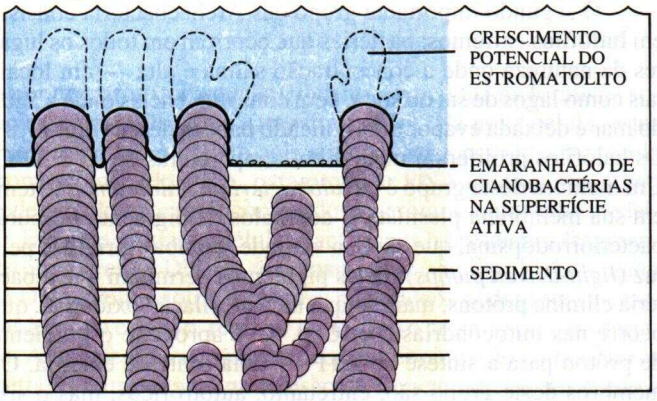
As cianobactérias merecem especial ênfase, não só por sua grande importância ecológica, particularmente nos ciclos globais do carbono e do nitrogênio, mas também pelo seu significado evolutivo. As cianobactérias fotossintetizantes possuem clorofila *a*, juntamente com carotenóides e ainda outros pigmentos acessórios não comuns, conhecidos como **ficobilinas**. Há duas espécies de ficobilinas: **ficocianina**, um pigmento azul, e **ficoeritrina**, vermelho. No interior das células das cianobactérias, há numerosas camadas de membranas, em geral paralelas entre si (ver Fig. 11.16a), e massas de ribossomos. Estas membranas são tilacóides fotossintetizantes, que lembram aqueles encontrados nos cloroplastos, os quais, de fato, correspondem em tamanho à célula cianobacteriana inteira. O principal produto de reserva das cianobactérias, assim como de todas as bactérias, é o glicogênio. As cianobactérias se assemelham aos cloroplastos e podem ter originado pelo menos alguns cloroplastos eucarióticos, simbioticamente. Pelo aspecto bioquímico, as cianobactérias são particularmente similares aos cloroplastos das algas vermelhas (ver Cap. 14).

A maioria das cianobactérias possui uma bainha mucilaginosa, ou envoltório, que é, com freqüência, fortemente pigmentado, em particular nas espécies que às vezes ocorrem no ambiente terrestre. As cores das bainhas nas diferentes espécies incluem dourado claro, amarelo, marrom, vermelho, verde-esmeralda, azul, violeta e preto-azulado. Apesar de seu nome original ("algas azul-esverdeadas"), no entanto, apenas cerca de metade das espécies de cianobactérias tem realmente cor azul-esverdeada.

Embora tenham sido descritas e recebido nome mais de 7.500 espécies de cianobactérias, estudos experimentais sugerem que realmente deve haver, pelo menos, 200 diferentes espécies não-simbióticas de vida livre. À semelhança de outras bactérias, as cianobactérias, às vezes, proliferam em condições extremamente adversas, desde a água de fontes termais até as geleiras da Antártica, onde elas formam abundantes emaranhados de 2 a 4 centímetros de espessura, sob mais de 5 metros de gelo permanente. Entretanto, as cianobactérias não estão presentes em águas ácidas, onde as algas eucarióticas são usualmente abundantes. A coloração esverdeada de alguns ursos polares em zoológicos é causada pela presença de colônias de cianobactérias que se desenvolvem na sua pelagem, nos espaços entre os pêlos.

Camadas de depósitos calcários, denominadas estromalitos (Fig. 11.9), que têm um contínuo registro geológico através de 2,7 bilhões de anos, são produzidas quando colônias de cianobactérias se ligam a sedimentos ricos em cálcio. Hoje, são formadas apenas em locais restritos, tais como reservatórios rasos de água, em climas quentes e secos. Sua abundância no registro de fósseis é a evidência de que tais condições ambientais eram prevalentes no passado, quando as cianobactérias desempenhavam papel decisivo na elevação do nível de oxigênio livre na atmosfera da Terra, nos primórdios da sua história.

As cianobactérias com freqüência formam filamentos e podem proliferar em grandes massas de até 1 metro ou mais de comprimento. Algumas são unicelulares, poucas formam filamentos ramificados e raras formam placas ou colônias irregulares (Fig. 11.10; ver também Fig. 10.5b e c). Uma célula de cianobactéria (exceção feita aos heterocistos, discutidos a seguir) pode dividir-se, e as subunidades resultantes podem então separar-se para formar novas colônias. Além disso, os filamentos podem partir-se em

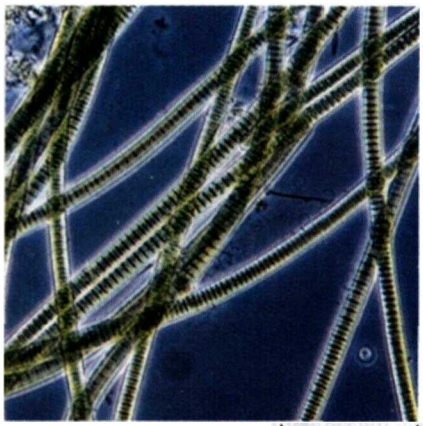


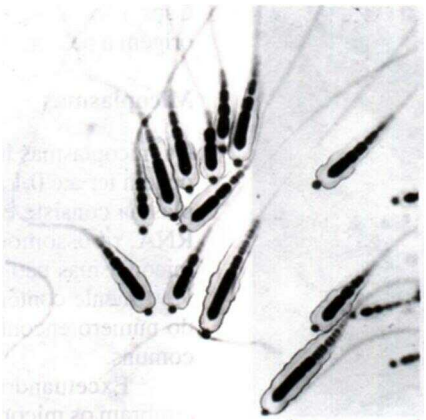
11.9
Estromatolitos são produzidos quando colônias proliferantes de cianobactérias se ligam a carbonato de cálcio, dentro de estruturas em forma de domo, semelhantes às mostradas no diagrama e na fotografia, ou outras estruturas, com uma forma mais intrincada. São abundantes em registro fóssil, mas hoje estão sendo formadas apenas em raros ambientes, porém altamente apropriados, tais como aqueles mostrados na foto, correspondentes aos tidal flats *de Hamlin Pool, na Austrália Ocidental.*

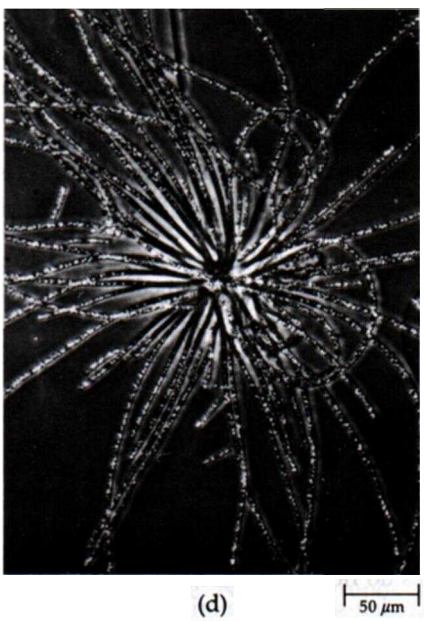
fragmentos denominados **hormogônios**. Como ocorre com outras bactérias que formam colônias ou filamentos, as células das cianobactérias se juntam apenas por suas paredes ou pelas bainhas mucilaginosas, de tal forma que cada célula leva uma vida independente; porém, pequenos plasmodesmas têm sido encontrados em algumas cianobactérias.

Algumas cianobactérias filamentosas são móveis, deslizantes e giram em torno de seu eixo longitudinal. Pequenos segmentos que se rompem das colônias das cianobactérias podem deslizar, afastando-se das colônias-mãe rapidamente, em velocidade de cerca de 10 micrômetros por segundo. Este movimento pode estar relacionado à extrusão de mucilagem, através de pequenos poros da parede celular, juntamente com a produção de ondas contráteis em uma das camadas da superfície da parede. Algumas cianobactérias exibem movimentos espasmódicos intermitentes.

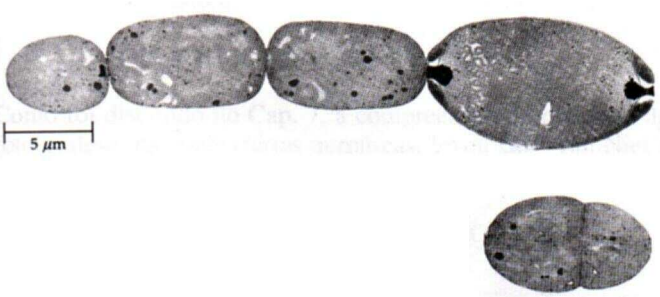
As células de cianobactérias de água doce ou marinha — particularmente aquelas que habitam as camadas superficiais da água, na comunidade dos organismos microscópicos conhecidos como **plâncton** — comumente contêm estruturas brilhantes, irregulares, denominadas vacúolos de gás. Estes vacúolos regulam a flutuação







11.10
Três gêneros comuns de cianobactérias (a, b, c) *e uma forma relacionada* (d). (a) Oscillatoria, *na qual a única maneira de reprodução é através da fragmentação do filamento.* (b) Calothrix, *uma forma filamentosa, com heterocisto basal (ver anteriormente).* Calothrix *é capaz de formar acinetos — células aumentadas que desenvolvem um envelope externo resistente — logo acima dos heterocistos.* (c) *Uma "bola" gelatinosa de* Nostoc commune, *contendo numerosos filamentos. Estas cianobactérias ocorrem freqüentemente em ambientes de água doce.* (d) Thiothrix, *gênero que não possui clorofila, mas é aparentemente bastante similar às cianobactérias.* Thiothrix *obtém energia pela oxidação de* H_2S. *As cadeias de células, cada uma armazenando partículas de enxofre, são ligadas ao substrato pela base (na parte central da micrografia), formando assim uma roseta característica.*

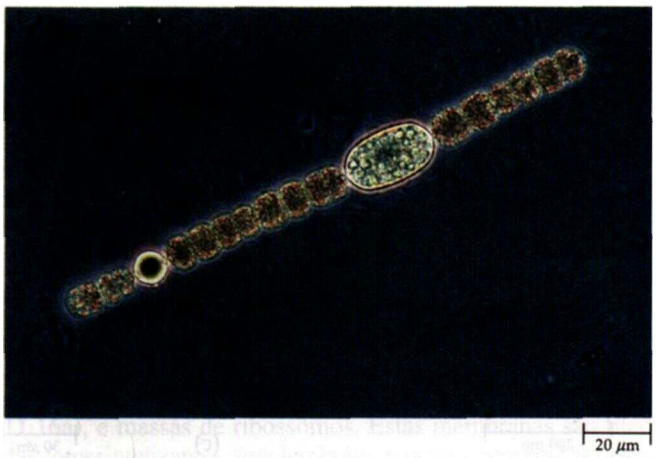


11.11
Divisão celular em Anabaena. *Esta micrografia eletrônica mostra uma cadeia de células unidas através de suas paredes não separadas completamente, bem como uma célula isolada (à direita), iniciando o processo de divisão celular. A primeira célula na extremidade direita da cadeia é um heterocisto. O tipo de divisão celular aqui demonstrado, no qual as margens das células crescem para dentro, é característico de todos os organismos, com exceção das plantas e de poucos gêneros de algas, nos quais uma placa celular é formada.*

dos organismos, permitindo assim que estes flutuem em determinados níveis da água. Quando várias cianobactérias se tornam incapazes de regular seus vacúolos de gás adequadamente — por exemplo, devido a variações extremas de temperatura ou de suprimento de oxigênio — elas podem boiar até a superfície da água e formar massas visíveis, denominadas "*blooms*". Algumas cianobactérias que formam estes "*blooms*" secretam substâncias químicas que são tóxicas a outros organismos, causando grande número de mortes. O Mar Vermelho aparentemente recebeu este nome graças aos "*blooms*" de *Trichodesmium*, espécie planctônica de uma cianobactéria vermelha.

Muitas cianobactérias marinhas ocorrem em rochas calcárias (carbonato de cálcio) ou substratos ricos em calcário, como por exemplo as algas coralinas (ver Cap. 14) e as conchas de moluscos. Algumas espécies de água doce, especialmente aquelas que se desenvolvem em fontes termais, freqüentemente depositam espessas camadas de calcário em suas colônias.

Muitos gêneros de cianobactérias podem fixar nitrogênio (ver adiante). Nas cianobactérias filamentosas, a fixação do nitrogênio



11.12
Os filamentos de Anabaena, *cianobactéria fixadora de nitrogênio, são compostos por células em forma de barril, unidas em uma matriz gelatinosa. A fixação do nitrogênio ocorre dentro de células especializadas, denominadas heterocistos (terceira célula a partir da esquerda). Assim como* Calothrix *(ver Fig. 11.10b),* Anabaena *forma acinetos (corpo grande e oval, ao lado direito). Elétron-micrografias de* Anabaena *também podem ser observadas nas Figs. 11.11 e 11.16.*

geralmente ocorre nos **heterocistos**, que são células especializadas e maiores (Figs. 11.11 e 11.12). A parede do heterocisto é idêntica àquela de qualquer outra célula de cianobactéria, porém, externamente à parede, o heterocisto forma um envelope de dupla camada. A porção mais externa deste envelope consiste em um polissacarídeo e, a mais interna, em glicolipídios. Dentro do heterocisto, as membranas internas da célula são reorganizadas em um padrão concêntrico e reticulado. Uma vez que os heterocistos não possuem o fotossistema II (ver Cap. 7), a fotofosforilação cíclica que ocorre nestas células não contribui para a produção de oxigênio. O oxigênio que está presente é rapidamente reduzido pelo hidrogênio, um subproduto da fixação do nitrogênio, ou é eliminado através da parede do heterocisto. A nitrogenase, enzima que catalisa as reações de fixação de nitrogênio, é sensível à presença de oxigênio, e a fixação do nitrogênio é um processo anaeróbico. A formação de heterocistos em *Nostoc* e em outros gêneros é inibida pela presença de amônia ou nitratos, mas quando os níveis de substâncias que contêm nitrogênio caem abaixo de um determinado valor, os heterocistos começam a aparecer.

Além dos heterocistos, algumas cianobactérias formam esporos resistentes, denominados **acinetos** (Figs. 11.10b e 11.12), células grandes, ao redor das quais se desenvolvem espessos envelopes. À semelhança dos endosporos formados por outras Eubacteria, os acinetos são resistentes ao aquecimento e à dessecação, o que permite a sobrevivência das cianobactérias em períodos desfavoráveis.

As cianobactérias podem ocorrer como simbiontes, no interior de algumas esponjas, amebas, protozoários flagelados, diatomáceas, algas verdes sem clorofila, outras cianobactérias, musgos, hepáticas, plantas vasculares e oomicetos, somando-se ao seu papel mais conhecido de parceiro fotossintetizante em muitos liquens (ver Cap. 12). Algumas cianobactérias simbióticas não possuem parede celular e, neste caso, funcionam como cloroplastos. As cianobactérias simbióticas se dividem ao mesmo tempo que a célula hospedeira, por um processo similar ao da divisão dos cloroplastos. Como foi mencionado anteriormente e como será revisto nos Caps. 13 e 14, bactérias similares às cianobactérias parecem ter dado origem a pelo menos alguns cloroplastos.

Micoplasmas

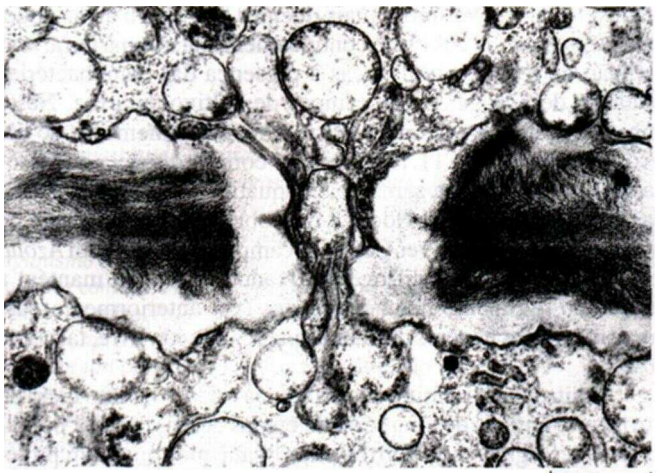
Os micoplasmas incluem as menores células conhecidas — eles podem ter até 0,1 micrômetro de diâmetro. Cada célula de micoplasma consiste em uma membrana plasmática externa, DNA, RNA, ribossomos, proteínas solúveis, açúcares e lipídios. Os micoplasmas não possuem parede celular. Um micoplasma provavelmente contém menos de 650 genes, 1/5 aproximadamente do número encontrado em *Escherichia coli* e outras Eubacteria comuns.

Excetuando-se os *Thermoplasma*, que superficialmente lembram os micoplasmas, mas constituem de fato um grupo restrito do reino Archaebacteria, há cinco gêneros de micoplasmas, com 50 das 60 espécies reconhecidas incluídas no gênero *Mycoplasma*. As análises de C.R. Woese e seus colaboradores demonstraram que estes cinco gêneros são provavelmente derivados de um único grupo de Eubacteria e são, portanto, diretamente interligados.

Os micoplasmas foram identificados em mais de 200 espécies vegetais e associados a mais de 50 doenças de plantas, muitas apresentando sintomas de amarelecimento (ver Fig. 11.14b) e enfezamento. Entre estes micoplasmas patogênicos de plantas, encontram-se os espiroplasmas — micoplasmas alongados, finos, helicoidais, que são móveis em meio líquido e medem menos de 0,2 micrômetro de diâmetro (Fig. 11.13). Alguns têm sido cultivados em meios artificiais, incluindo o *Spiroplasma citri*, agente das doenças *stubborn* e *little leaf* das plantas cítricas, bem como outros patógenos de plantas. Os espiroplasmas apresentam vigorosos movimentos de rodopio e flexibilidade, quando observados em meio líquido. Prova de patogenicidade — que os organismos isolados de tecidos doentes realmente causam a doença — entretanto, tem sido obtida com poucos espiroplasmas.

Nas plantas vasculares, os micoplasmas estão geralmente restritos aos componentes do floema, conhecidos como elementos de tubos crivados. Acredita-se que a maioria dos micoplasmas se movimente de forma passiva, de um elemento de tubo crivado para outro (ver Cap. 21), através dos poros das placas crivadas, do mesmo modo como a solução de açúcar é transportada no floema (Fig. 11.14a). Espiroplasmas móveis, entretanto, podem também se mover ativamente pelo tecido do floema.

11.13
Espiroplasmas em células de plantas de milho (Zea mays) *com enfezamento.*



(a)

(b)

11.14
(a) *Organismos semelhantes a micoplasmas, nitidamente atravessando um poro de placa crivada em uma inflorescência jovem de coqueiro* (Cocos nucifera) *afetado pela doença do amarelecimento letal.* (b) *Um campo devastado de coqueiros — agora assemelhando-se a postes telefônicos — na Jamaica. O amarelecimento letal tem sido responsável pela morte de muitos gêneros de palmeiras no sudeste da Flórida e outros locais.*

Bactérias Fotossintetizantes

Existem pelo menos cinco grupos de Eubacteria fotossintetizantes: (1) cianobactérias (ver anteriormente), (2) tiobactérias verdes, (3) tiobactérias purpúreas (ver Fig. 7.2), (4) bactérias purpúreas sem enxofre e (5) *Prochloron*. Como as plantas, as bactérias fotossintetizantes contêm clorofila. Como os eucariontes fotossintetizantes, as cianobactérias e *Prochloron* contêm clorofila *a*. As clorofilas presentes em outros grupos de bactérias fotossintetizantes diferem em várias formas da clorofila *a*, mas elas todas apresentam a mesma estrutura básica (ver Fig. 7.6).

As cores características das bactérias fotossintetizantes estão associadas à presença de pigmentos acessórios que atuam na fotossíntese. Nos dois grupos de bactérias purpúreas, estes pigmentos são carotenóides amarelos e vermelhos; nas cianobactérias, como já visto, são ficobilinas.

Nas tiobactérias verdes e nas tiobactérias purpúreas, os componentes de enxofre desempenham o mesmo papel na fotossíntese que a água representa para os organismos que contêm clorofila *a*. Isto é,

$$CO_2 + 2H_2S \xrightarrow{\text{luz}} (CH_2O) + H_2O + 2S$$

Como foi discutido no Cap. 7, a compreensão do processo da fotossíntese, nas tiobactérias purpúreas, levou C.B. van Niel a propor a equação geral da fotossíntese:

$$CO_2 + 2H_2A \xrightarrow{\text{luz}} (CH_2O) + H_2O + 2A$$

onde H_2A é um doador geral de hidrogênio.

Nas bactérias fotossintetizantes desprovidas de enxofre, outros compostos, incluindo álcoois, ácidos graxos e acetoácidos, servem como doadores de elétrons (hidrogênio) para a reação fotossintetizante. A bactéria que no início da história dos eucariontes se tornou simbiótica, dando origem às mitocôndrias, provavelmente era um membro deste grupo. Tal conclusão está baseada tanto nos aspectos metabólicos semelhantes das mitocôndrias e das bactérias purpúreas desprovidas de enxofre, como em comparações das seqüências de base dos seus RNA ribossômicos.

Devido a sua necessidade de H_2S ou de um substrato similar, as tiobactérias fotossintetizantes só conseguem se desenvolver em ambientes que contenham grandes quantidades de matéria orgânica em decomposição, identificáveis pelo seu odor de enxofre. Nestas bactérias, o elemento enxofre pode ser acumulado como depósitos dentro da célula (ver Fig. 11.10d).

O quinto grupo de bactérias fotossintetizantes consiste em um único gênero, *Prochloron* (ver Fig. 11.2). Pelo que se conhece até o momento, *Prochloron* vive somente ao longo de orlas tropicais, como simbionte de colônias de tunicados (ascídias). *Prochloron* é um dos raros gêneros de procariontes que contêm os mesmos pigmentos fotossintetizantes das algas verdes e das plantas — denominados clorofila *a* e *b*, juntamente com os carotenóides. Entretanto, apesar destas similaridades, é improvável que *Prochloron* seja o precursor verdadeiro do cloroplasto das algas verdes, porque a seqüência de bases de seu RNA ribossômico lembra muito mais a das cianobactérias do que a dos cloroplastos das algas verdes.

Bactérias Fixadoras de Nitrogênio e o Ciclo do Nitrogênio

A conversão do gás nitrogênio, que constitui aproximadamente 80% da atmosfera, a **nitratos** — uma forma na qual o nitrogênio está disponível para reações biológicas — é a **fixação do nitrogênio**, um processo ecológico de importância fundamental. De todos os organismos vivos, somente alguns poucos gêneros de bactérias são capazes de fixar o nitrogênio. Sobressaindo-se entre elas estão as bactérias simbióticas *Rhizobium* e *Bradyrhizobium* (ver Cap. 27), que formam nódulos nas raízes de leguminosas. Em adição, um grupo de bactérias filamentosas, conhecidas como actinomicetos, está envolvido na fixação de nitrogênio, formando nódulos nas raízes de vários grupos de árvores e arbustos e raras ervas perenes, incluindo amieiros* (*Alnus*), espécies de *wax myrtles* (*Myrica*) e de *mountain lilacs*

*N.T.: Nome vulgar de espécies ornamentais do gênero *Alnus*, família Betulaceae.

(*Ceanothus*). Os actinomicetos são eficientes fixadores de nitrogênio que contribuem efetivamente para o acúmulo deste elemento nos solos (Fig. 11.15).

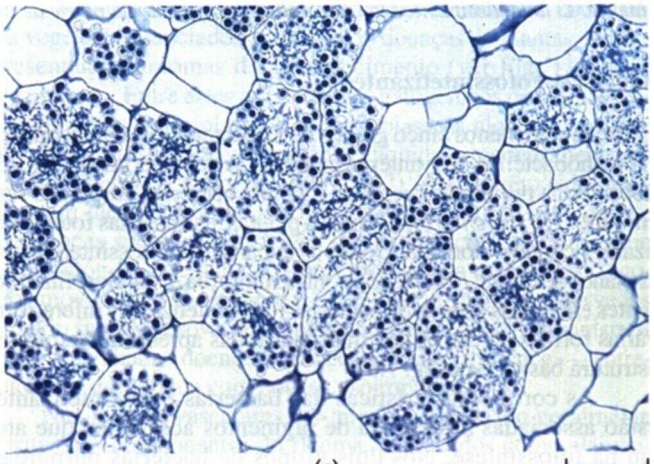
Além de *Rhizobium, Bradyrhizobium* e dos actinomicetos, que fixam o nitrogênio dentro dos nódulos que formam nas raízes de plantas, certas bactérias fixadoras de nitrogênio estão associadas regularmente com as raízes e folhas de plantas, onde elas utilizam os exsudatos ricos em carboidratos das plantas e, em troca, fornecem nitrogênio de uma forma utilizável.

Muitas bactérias de vida livre também desempenham papéis importantes na fixação do nitrogênio. No oceano, por exemplo, espécies da cianobactéria *Trichodesmium* concorrem com aproximadamente um quarto do total de nitrogênio fixado neste ambiente, uma quantidade bastante grande.

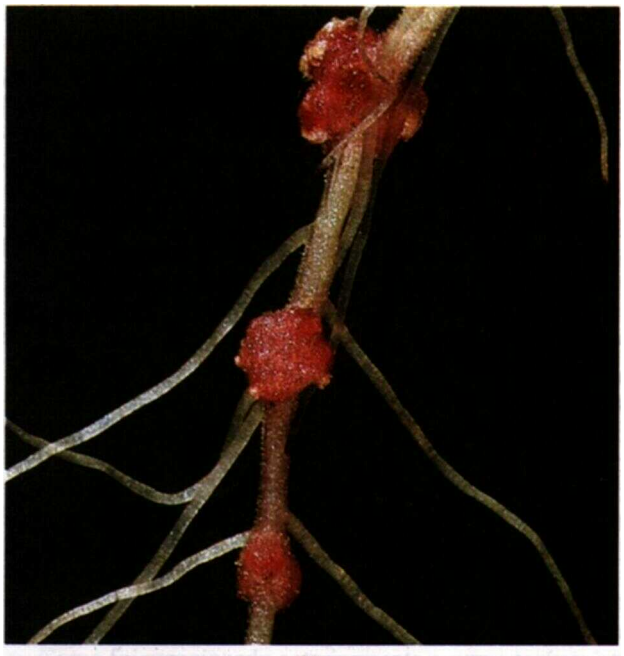
As cianobactérias simbióticas são, do mesmo modo, muito importantes na fixação do nitrogênio. Aquelas que ocorrem como o componente fotossintetizante de muitos liquens, por exemplo (ver Cap. 12), aumentam a capacidade de os liquens colonizarem áreas onde o nitrogênio fixado encontra-se em quantidades irrisórias. Nas áreas mais quentes da Ásia, o arroz pode, com freqüência, ser cultivado continuamente na mesma terra, sem a adição de fertilizantes, graças à presença das cianobactérias fixadoras de nitrogênio nos campos de cultivo de arroz. Neste ambiente as cianobactérias, particularmente os membros do gênero *Anabaena* (Fig. 11.16), ocorrem com freqüência em associação com a pequena samambaia aquática, *Azolla*, que forma massas nos campos. Devido à quase obrigatória associação de *Azolla* com *Anabaena* (ver Cap. 27), campos cobertos com *Azolla* permanecem ricos em nitrogênio fixado. *Anabaena* mantém a fixação do nitrogênio nos heterocistos (ver anteriormente), assim como outros gêneros de cianobactérias de vida livre, tal como *Nostoc*.

O nitrogênio contido nas proteínas é devolvido ao ciclo do nitrogênio, através de uma série de etapas desenvolvidas por diversos microrganismos. Certos microrganismos quebram proteínas em peptídeos, os quais, por sua vez, são desdobrados nos seus aminoácidos constituintes. Muitos organismos utilizam um processo denominado amonificação para quebrar aminoácidos,

(a)

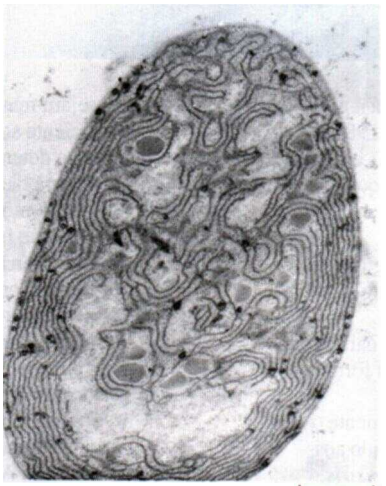


(c)

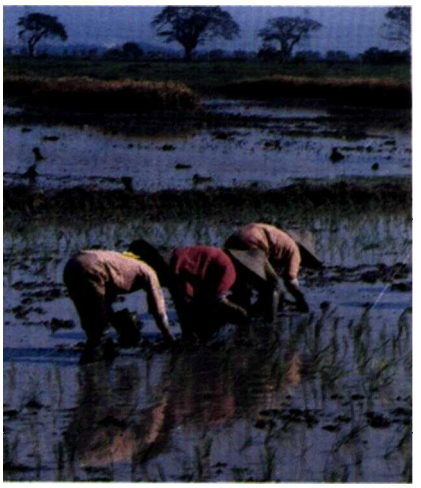


(b)

11.15
Amieiros que mantêm relação simbiótica com um actinomiceto do gênero Frankia, *que fixa nitrogênio. Três aspectos da relação são mostrados nas figuras, todos envolvendo amieiro vermelho* (red alder), Alnus rubra, *como estudado por John Torrey e seus colaboradores, nas florestas de Harvard, em Massachusetts.* (a) *plântulas de amieiro crescendo em diferentes misturas de solo, após inoculação com* Frankia. *As plântulas à esquerda não foram inoculadas e não apresentavam nódulos; aquelas à direita foram inoculadas e formaram muitos nódulos.* (b) *Nódulos em raiz de amieiro.* (c) *Micrografia de uma secção de nódulo de raiz, corada por azul de toluidina, mostrando células corticais repletas de* Frankia. *As bactérias preenchem o centro das células infectadas, e as extremidades dos filamentos, chamadas vesículas, preenchem a periferia. As vesículas são o provável sítio da enzima fixadora de nitrogênio, a nitrogenase.*



(a)



(b)

11.16
(a) *Uma célula da cianobactéria* Anabaena azollae, *mostrando as características mais importantes visíveis ao microscópio eletrônico. A bainha gelatinosa desta célula foi destruída pela técnica de preparação do espécime. Este organismo está associado com a samambaia aquática comum,* Azolla, *e é responsável pela fixação do nitrogênio nestas plantas (ver Fig. 10.3a e Cap. 27).* (b) *Mulheres plantando arroz em um campo em Perak, na Malásia. No sudeste da Ásia, o arroz pode ser cultivado no mesmo solo, continuamente, sem adição de fertilizantes, devido à presença de* Anabaena azzolae, *que se desenvolve nos tecidos de* Azolla, *samambaia que cresce nos campos de arroz.*

com a conseqüente produção de íons amônio (NH_4^+; ver Cap. 27). A amônia (NH_3), que está em equilíbrio com os íons amônio, pode ser convertida a íons nitrito (NO_2^-) pelas bactérias quimioautotróficas *Nitrosomonas e Nitrococcus,* e os nitritos são oxidados a nitratos (NO_3^-) pela bactéria *Nitrobacter.* A conversão de amônia a nitritos e nitratos constitui o processo de **nitrificação**. Este processo libera energia, que é usada por estes quimioautotróficos para reduzir o dióxido de carbono a carboidrato. Várias outras espécies de bactérias são capazes de reverter o processo, convertendo nitratos a nitritos e, posteriormente, a amônia. **Desnitrificação,** conversão de nitratos a gás nitrogênio ou óxido nitroso, resulta na perda do nitrogênio do solo e assim se completa o ciclo do nitrogênio (ver Fig. 27.8).

Bactérias Patogênicas de Plantas

Muitas doenças economicamente importantes de plantas são causadas por Eubacteria, as quais contribuem substancialmente para a perda de um oitavo da produção mundial de grãos, causada pelas doenças. Quase todos os tipos de plantas podem ser afetados pelas doenças bacterianas, e muitas destas doenças podem ser extremamente destrutivas (Fig. 11.17).

Todas as bactérias patogênicas de plantas são bastonetes Gram-negativos. Elas são parasitas — simbiontes que causam dano a seus hospedeiros. Os sintomas causados pelas bactérias patogênicas de plantas variam bastante, sendo os mais comuns manchas de várias formas nos caules, folhas, flores e frutos (Fig. 11.18). Quase todas estas manchas bacterianas são causadas por membros de dois gêneros afins, *Pseudomonas e Xanthomonas* (ver o ensaio adiante, neste capítulo).

Algumas das doenças mais destrutivas de plantas — tais como queimas, podridões moles e murchas — são também causadas por bactérias. As queimas são caracterizadas pelo rápido desenvolvimento de necroses (morte, áreas descoloridas) nos caules, folhas e flores. O *fire blight* das maçãs e peras, causado por *Erwinia amylovora*, é uma doença economicamente importante e amplamente disseminada, que pode destruir árvores jovens no período de uma única estação. O *fire blight* era tão destrutivo para as pereiras que, na década de 30, o cultivo da pêra, em escala comercial, foi eliminado de quase todas as regiões dos Estados Unidos, com exceção do noroeste. A podridão mole bacteriana ocorre mais comumente nos órgãos de reserva suculentos, tais como batatas ou cebolas, e em frutos suculentos, tais como tomates e berinjelas. As podridões moles mais destrutivas são causadas por bactérias do gênero *Erwinia,* com pesadas perdas ocorrendo no período pós-colheita.

Murchas bacterianas vasculares afetam principalmente plantas herbáceas. As bactérias invadem os vasos do xilema, onde se multiplicam, interferindo com o movimento da água e dos nutrientes inorgânicos, resultando na murcha e morte das plantas. As bactérias comumente degradam partes das paredes dos vasos, podendo até mesmo causar sua ruptura. Uma vez rompidas as paredes, as bactérias então se disseminam para os tecidos parenquimáticos adjacentes, onde continuam a se multiplicar. Em algumas murchas bacterianas, as bactérias espalham-se lentamente para a superfície dos caules ou das folhas, através de rachaduras formadas em cavidades preenchidas com restos celulares, gomas e bactérias. Mais comumente, entretanto, as bactérias não atingem a superfície da planta até que esta tenha

11.17
Esta população de cacto saguaro gigante (Carnegiea gigantea), *em uma altitude de 1.000 metros, no sudeste das montanhas de Santa Catalina, próximo a Tucson, no Arizona, foi atacada pela bactéria* Erwinia carnegieana, *após ter ficado debilitada graças a severas condições de frio, em janeiro de 1962.*

Cancro Cítrico

Um dos mais dramáticos exemplos de reação humana a uma doença bacteriana de plantas começou em agosto de 1984, quando plântulas doentes de *Citrus* foram descobertas em um viveiro em Avon Park, na Flórida. O diagnóstico foi que as plântulas apresentavam uma forma de cancro cítrico, doença causada por um dos mais de cem grupos da bactéria *Xanthomonas campestris* causadores de doenças. Algumas cepas desta bactéria causam lesões nos caules, folhas e frutos de árvores cítricas, difundem-se facilmente no pomar infectado e são amplamente disseminadas através de caixotes, roupas e plantas transportadas, além de muitas outras formas de disseminação.

O aparecimento do cancro cítrico alarmou intensamente os produtores da Flórida e autoridades da agricultura, devido aos efeitos devastadores de uma cepa asiática de *X. campestris*, que havia causado grande destruição nos pomares cítricos nesse Estado, de 1915 a 1927, quando se pensava que a doença tinha sido eliminada. Mais de 3 milhões de plantas cítricas foram destruídas durante este período de 12 anos. Após a detecção do cancro cítrico em 1984, aproximadamente 7 milhões de plântulas de *Citrus* foram destruídas, no período de quatro meses, em um esforço para controlar a doença, e maiores investimentos foram destinados à pesquisa.

Infelizmente, o principal programa de erradicação, que se iniciou em 1984, deve ter sido baseado em um erro que levou a graves conseqüências. Embora muitas culturas de *X. campestris* sejam mantidas em coleções de culturas, não se conhece o suficiente sobre as características de muitas delas para que se possa determinar precisamente sua patogenicidade. Parece que a cepa bacteriana que apareceu em 1984 induzia manchas foliares, como efeito primário. Não há evidências de que esta cepa destrua frutos e a planta inteira, como aquela que se acreditava erradicada da Flórida, em 1927. Tais cepas destrutivas foram descobertas em poucas regiões ao longo da costa oeste da Flórida, em 1987, mas parece que elas são diferentes das que surgiram em 1984 e conduziram ao programa mais importante de erradicação. Recentemente, o Estado da Flórida queimou aproximadamente 20 milhões de árvores cítricas durante a década de 80, temendo que o cancro cítrico pudesse dizimar sua indústria cítrica de 1 bilhão de dólares/ano. Acreditando que as autoridades do Estado tenham confundido uma cepa de *X. campestris*, relativamente inofensiva, indutora de manchas foliares, com as cepas asiáticas muito mais destrutivas, muitos proprietários de viveiros estão acionando o Estado da Flórida para o ressarcimento pelas plantas que foram confiscadas e destruídas. Assim, a ameaça de um novo surto de cancro cítrico tem sido extremamente onerosa, tanto em recursos gastos para a destruição dos estoques em viveiros, como em termos de ações legais contra o Estado. Este exemplo, além de ilustrar como é importante um diagnóstico seguro do agente da doença, mostra como é difícil distinguir diferentes cepas de um patógeno como a *X. campestris*.

morrido, em conseqüência da doença. Entre os mais importantes exemplos, encontram-se a murcha bacteriana de plantas de alfafa e feijão (causadas por diferentes espécies de *Clavibacter*); a murcha bacteriana das cucurbitáceas, por exemplo, abóboras e melancias (causada por *Erwinia tracheiphila*); e a podridão negra das crucíferas, tal como repolho (causada por *Xanthomonas campestris*). Do ponto de vista econômico, entretanto, a doença mais importante, entre aquelas causadoras de murcha, é a provocada por *Pseudomonas solanacearum*. Ela afeta, pelo menos, 44 diferentes gêneros de plantas, incluindo algumas das principais culturas, por exemplo, banana, amendoim, tomate, batata, berinjela e fumo. Esta doença ocorre em áreas tropicais, subtropicais e temperadas de todo o mundo.

Os membros de um outro gênero de bactérias, *Agrobacterium*, causam a galha-da-coroa (*crown gall*) em plantas, sendo "galha" um termo geral para inchaço. Devido ao seu papel na engenharia genética, estas bactérias serão discutidas no Cap. 25.

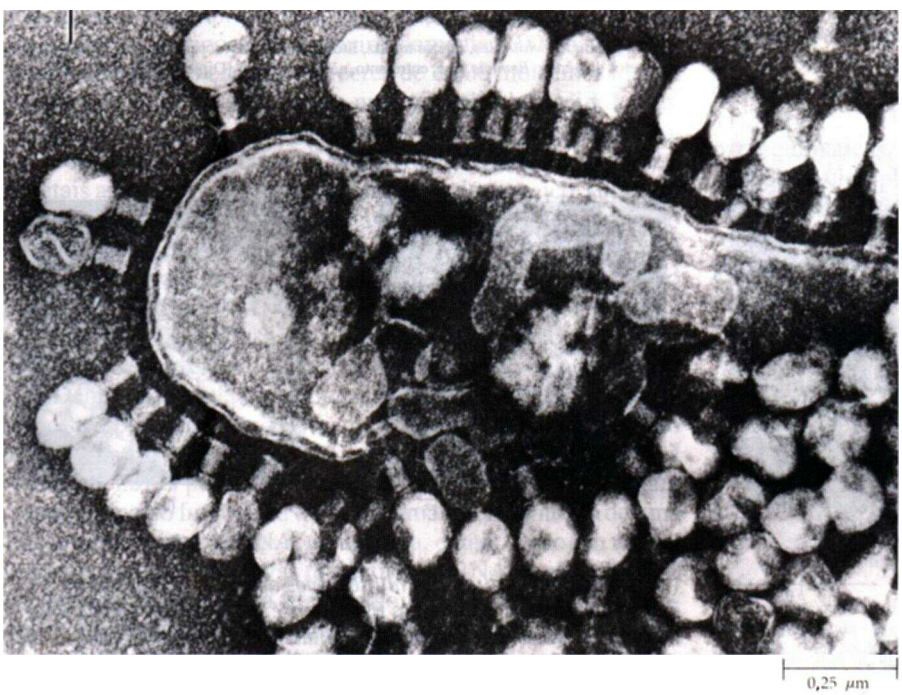
Vírus

Um vírus consiste primariamente em um genoma que se replica apenas dentro de uma célula hospedeira específica, direcionando a maquinaria desta célula a sintetizar ácidos nucléicos e proteínas virais (Fig. 11.19). Desde que nenhum vírus pode se replicar fora da célula, os vírus não são considerados seres vivos, no sentido usual. Os genomas virais são compostos de seqüências altamente organizadas de ácidos nucléicos, tanto DNA como RNA — fita dupla ou simples — dependendo do vírus. Todos os vírus (porém não os viróides, descritos posteriormente) têm um envoltório de proteína, denominado capsídeo, o qual contém o ácido nucléico, e alguns vírus também possuem um envelope rico em lipídios, envolvendo o capsídeo. O envoltório protéico ou lipoprotéico determina as superfícies às quais um tipo particular de vírus irá aderir e protege o ácido nucléico, quando o vírus passa de uma hospedeira para outra.

Os vírus são importantes porque eles se encontram amplamente disseminados nas células de plantas e de outros organismos, e porque eles freqüentemente causam doenças. No homem, os vírus são responsáveis por muitas doenças infecciosas, incluindo varíola, varicela, rubéola, caxumba, gripe, resfriados (freqüentemente complicados por infecções bacterianas secundárias), hepatite infecciosa, pólio, raiva, herpes e a mortal AIDS (síndrome da imunodeficiência adquirida). Eles também causam várias doenças em animais de estimação, de criação e silvestres, e também em plantas da vegetação espontânea e cultivadas; alguns vírus que infectam plantas têm sido estreitamente relacionados àqueles que afetam os animais. Os vírus causam doenças por interromper o funcionamento normal das células e tecidos dos hospedeiros.

As células de todos os tipos de organismos podem, em algum período, conter uma ou mais formas diversas de vírus; pode haver, literalmente, milhões de vírus diferentes. Mais de 400 vírus de plantas foram descritos; eles estão incluídos em cerca de 25 grupos distintos. Os vírus que infectam bactérias são chamados **bacteriófagos** ("devoradores de bactérias"), ou simplesmente fagos (Fig. 11.19). Tais vírus, além de outros, têm sido amplamente usados em experimentos de biologia molecular. Os vírus servem também como sistemas de transferência de genes; desta forma, podem tornar-se ferramentas indispensáveis para a moderna biotecnologia (ver Cap. 25).

11.18
Exemplos de bactérias patogênicas a plantas e tipos de sintomas causados. Fasciação refere-se ao aumento e à fusão aparente dos caules e demais partes da planta. Os outros termos estão mencionados no texto.



11.19
Vírus bacterianos infectando uma célula de Escherichia coli. *Alguns dos vírus já injetaram seu DNA na célula bacteriana, que começou a se romper.*

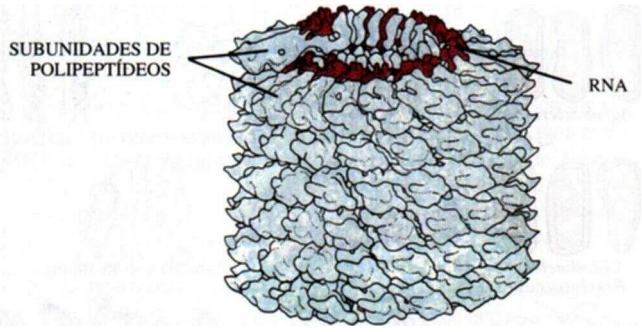
A NATUREZA DOS VÍRUS

A existência dos vírus foi reconhecida pela primeira vez quando se verificou que o agente causal da doença do mosaico do fumo passava através de filtros de porcelana usualmente empregados para reter bactérias. O tamanho dos vírus varia de aproximadamente 15 a mais de 300 nanômetros de diâmetro. Assim, eles são comparáveis, em tamanho, a grandes moléculas; um átomo de hidrogênio mede ao redor de 0,1 nanômetro de diâmetro e uma molécula de proteína tem, no máximo, alguns poucos nanômetros de espessura.

Quando um vírus se replica dentro de uma célula hospedeira, ele praticamente se apossa da biossíntese dessa célula, utilizando o seu próprio ácido nucléico para "comandar" a hospedeira na produção de mais partículas virais, competindo, desta forma, com o material genético da célula hospedeira, na regulação das funções celulares. Uma vez que os vírus são restritos a determinados hospedeiros, as respostas de cada espécie vegetal exposta a um vírus desconhecido pode ser empregada como um subsídio na identificação desse vírus.

Até a década de 30, os vírus eram considerados bactérias extremamente pequenas. Evidências contra este ponto de vista começaram a se acumular em 1933, quando Wendell Stanley, um bioquímico que trabalhava no Instituto Rockefeller de Pesquisa Médica, preparou um extrato a partir de plantas doentes de fumo, que continham o vírus do mosaico do fumo, e o purificou. Na presença de elevadas concentrações salinas, o vírus purificado precipitava, na forma de cristais, comportando-se, assim, muito mais como uma substância química do que como um organismo. Quando estes cristais, na forma de agulhas, eram redissolvidos e a solução aplicada a uma folha de fumo, os sintomas característicos da doença apareciam. Assim, o vírus mantinha sua capacidade de infectar plantas de fumo, mesmo depois de haver sido cristalizado, o que não é observado com qualquer organismo conhecido.

Os vírus de plantas, na sua maioria, tais como o vírus do mosaico do fumo, são vírus de RNA, isto é, possuem um genoma de RNA e não contêm DNA. Muitos vírus animais são vírus de DNA, não possuindo RNA. Em acentuado contraste com os vírus, todas as células vivas independentes contêm tanto RNA como DNA. Os vírus também não possuem membranas plasmáticas, citoplasma e ribossomos, bem como as enzimas necessárias à síntese de proteína e à produção de energia.



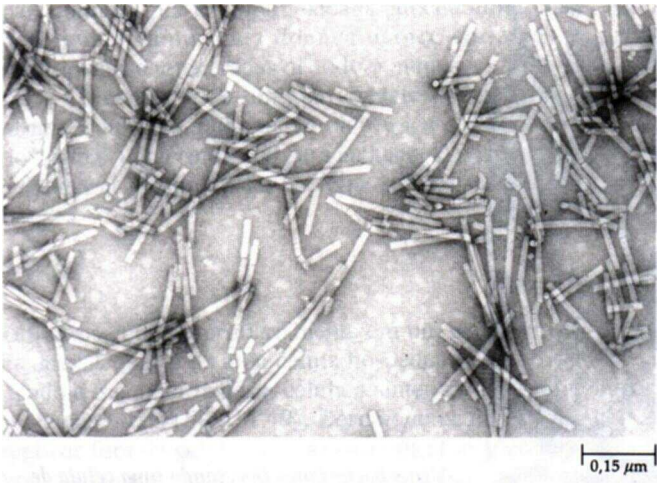
11.21
Diagrama de uma porção da partícula do vírus do mosaico do fumo (TMV). Este vírus possui um core central de RNA e um envoltório de proteína, ou capsídeo, composto de 2.200 moléculas idênticas de polipeptídeos, cada uma contendo 158 resíduos de aminoácidos. O RNA se encaixa na ranhura da extremidade mais estreita da subunidade e está representado, no diagrama, pela cadeia vermelha exposta na parte superior.

Dois grupos de vírus de plantas, os caulimovírus e os geminivírus, têm DNA como material genético. Os geminivírus são partículas esféricas pequenas, que quase sempre ocorrem aos pares. O mosaico dourado do feijoeiro é uma doença causada por um geminivírus; ela se dissemina de planta a planta por moscas brancas*. Outra doença desse tipo é a causada pelo vírus da risca do milho, que é disseminada por cigarrinhas e tem o menor dos genomas conhecidos entre todos os vírus.

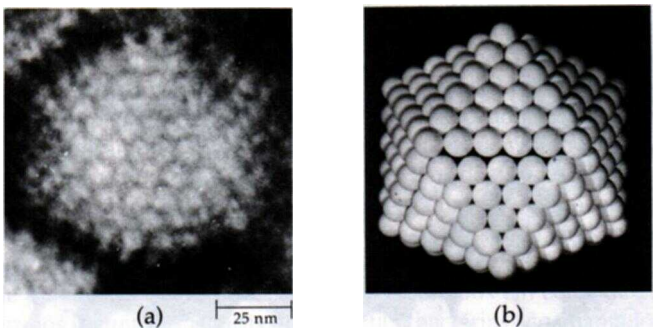
ESTRUTURA E REPLICAÇÃO VIRAL

A estrutura de um grande número de vírus tem sido, atualmente, elucidada pela microscopia eletrônica. O vírus do mosaico do

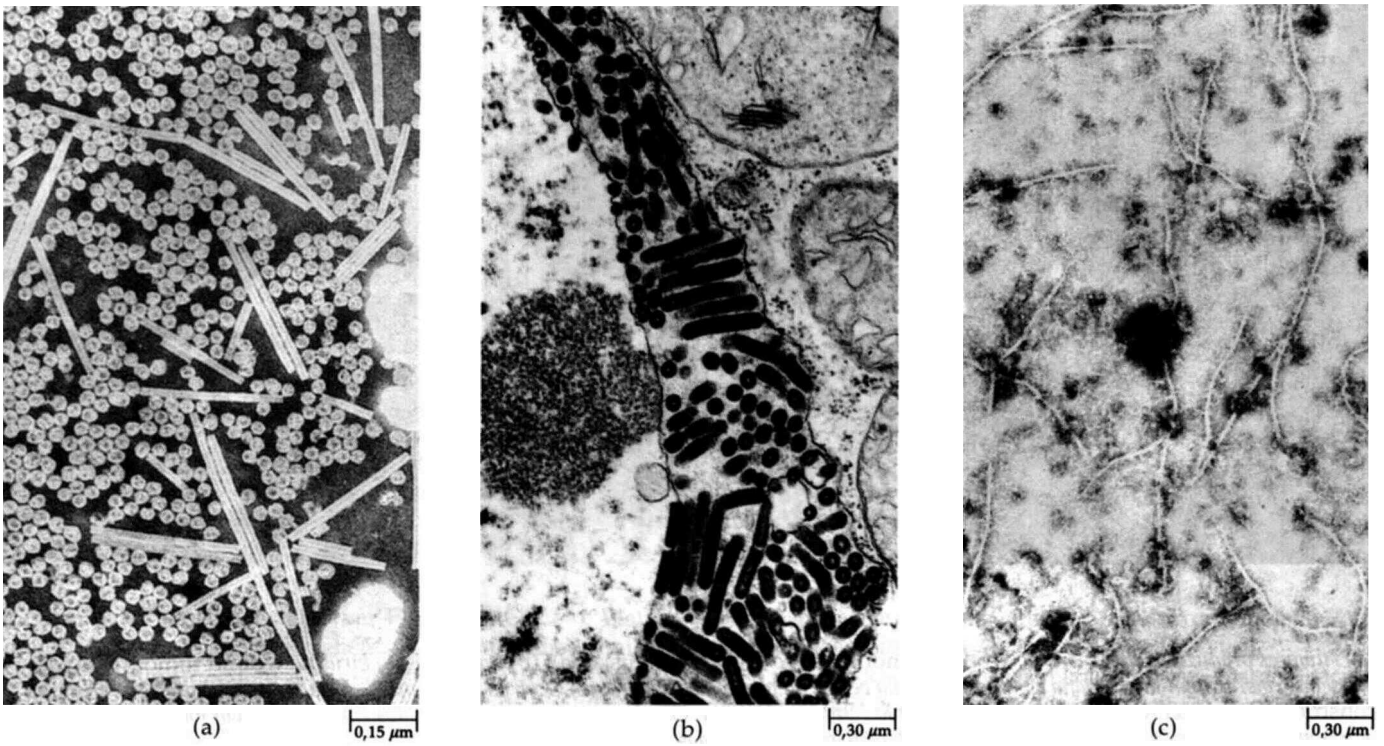
*N. T.: Do inglês *whiteflies*, que se traduz, literalmente, por moscas brancas, nome popular de insetos do gênero *Bemisia*, que, entretanto, não são moscas (Diptera), mas sim aleirodídeos.



10.20
Partículas do vírus do mosaico do fumo (TMV) vistas ao microscópio eletrônico.



11.22
(a) *Um adenovírus, um dos muitos tipos de vírus causadores de resfriados na espécie humana. Este vírus é um icosaedro. Cada uma das suas 20 faces é um triângulo equilátero, composto de subunidades de proteína. Há um total de 252 subunidades.* (b) *Modelo de um adenovírus, construído com 252 bolas de tênis.*



11.23
Vírus de plantas; todos são vírus de RNA. (a) *Uma mistura do vírus do mosaico Tulare da maçã e do vírus do mosaico do fumo. O vírus do mosaico Tulare da maçã é icosaédrico, enquanto o do mosaico do fumo é alongado e rígido.* (b) *Partículas de um rhabdovírus em uma célula de pimenteira* (Capsicum frutescens)*; este é um vírus típico em forma de bacilo. As partículas do rhabdovírus são observadas no espaço entre as membranas interna e externa do envelope nuclear. À medida que o vírus migra para este espaço, através da membrana nuclear interna, ele adquire uma parte desta membrana, a qual envolve então a partícula.* (c) *Partículas de um vírus alongado, flexível, na célula de* Christmas cactus (Zygocactus truncatus).

fumo, por exemplo, é uma partícula em forma de bastão, com 300 nanômetros de comprimento e 15 de largura, com uma fita simples de RNA, composta de aproximadamente 6.000 bases (Fig. 11.20). O capsídeo consiste em cerca de 2.000 moléculas idênticas de proteína, arranjadas em uma simetria helicoidal (Fig. 11.21). A forma mais comum de uma partícula viral, entretanto, é o icosaedro, figura com 20 faces (Fig. 11.22). Muitos vírus vegetais apresentam tal forma, incluindo o do mosaico Tulare da maçã (Fig. 11.23a), o da mancha anular do fumo, o do mosaico do pepino e os vírus do mosqueado do caupi. Outros vírus de plantas têm forma de bala (Fig. 11.23b) ou se apresentam como filamentos longos e flexíveis (Fig. 11.23c).

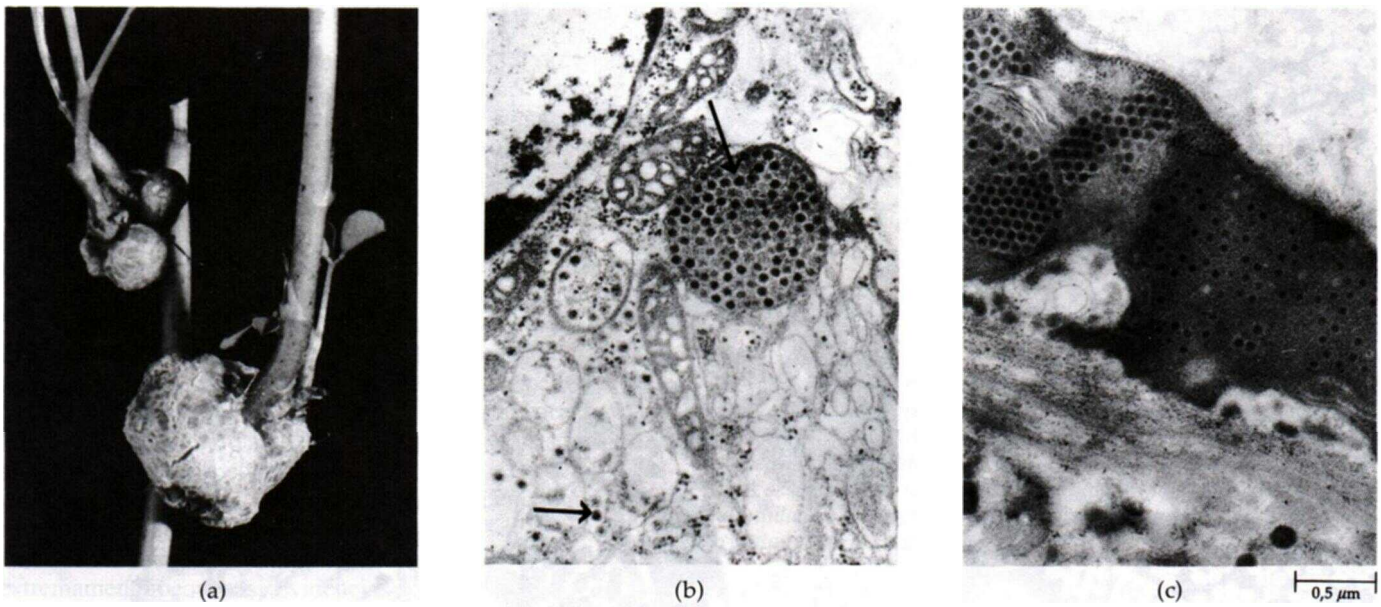
No decorrer de sua replicação, o vírus libera o capsídeo e envelope, se este estiver presente, deixando o ácido nucléico livre. Dentro da célula hospedeira, o RNA ou o DNA do vírus então se replica, utilizando a maquinaria genética da célula, produzindo assim os ácidos nucléicos e as proteínas necessárias à síntese de novas partículas virais. Em um vírus de RNA, como o do mosaico do fumo, o RNA viral comanda a formação de uma fita complementar de RNA, a qual atua, então, como um modelo para a produção de novas moléculas de RNA viral. Tal RNA, constituído de uma única fita, funciona como um RNA mensageiro, utilizando os ribossomos da célula hospedeira e dirigindo a síntese das enzimas, do capsídeo viral e das proteínas do envelope.

DOENÇAS VIRAIS DE PLANTAS

Sabe-se que mais de 1.000 tipos de doenças vegetais são causadas por vírus, e que há mais de 400 tipos diferentes de vírus envolvidos. Os efeitos de algumas destas doenças estão ilustrados nas Figs. 11.24 e 11.25. Alguns vírus ocorrem primariamente nos tecidos parenquimáticos, onde podem reduzir o número, ou até mesmo destruir os cloroplastos. Outros vírus replicam-se na seiva rica em açúcar do floema, tecido este que eles podem posteriormente destruir. As doenças virais são quase sempre transmitidas de planta a planta por animais invertebrados, tais como insetos ou nematóides. Insetos sugadores, como por exemplo afídeos ou cigarrinhas, transmitem regularmente os vírus de uma planta a outra, à medida que eles se movem, sugando a seiva do floema ou apenas das células epidérmicas (ver Cap. 28). Poucos tipos de vírus de plantas são capazes de se multiplicar nas células do animal vetor, da mesma forma como se multiplicam nas células da hospedeira.

Como se observou anteriormente, com exceção dos geminivírus e caulimovírus,* os vírus de plantas são vírus de

*N. T.: Existe outro grupo de vírus de plantas constituído de DNA: o grupo do vírus do mosqueado amarelo da *Commelina*, que possui partículas baciliformes e genoma circular, de fita dupla. (FRANCKI, R.I.B.; FAUQUET, C.M.; KNUDSON, D.L.; BROWN, F. (ed.) Classification and nomenclature of viruses. Fifth Report of the International Committee on Taxonomy of Viruses. *Archives of Virology, 2* (Supplementum):1-450, 1991).



1.24
(a) *Tumores produzidos pelo vírus do* wound tumor *em trevo doce* (Melilotus alba). (b) *Partículas do vírus do* wound tumor *(indicadas por setas), visíveis em micrografia eletrônica de uma célula da planta hospedeira.* (c) *O vírus é transmitido pela cigarrinha do trevo* (Agallia constricta). *Esta micrografia eletrônica mostra uma célula epidérmica. Os vírus estão sendo produzidos em uma área em forma de colméia, na parte superior esquerda. Partículas virais isoladas podem ser observadas na área escura, abaixo.*

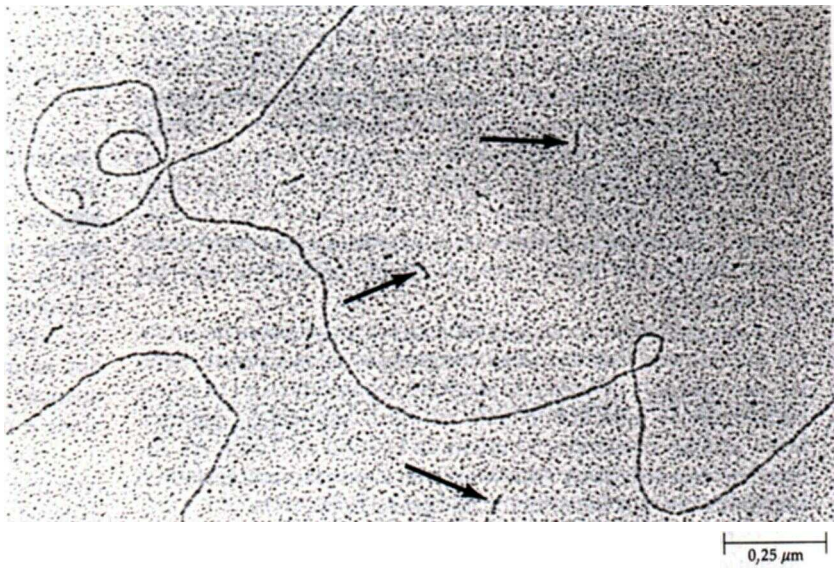
RNA. Com raras exceções, entre elas os comovírus (que têm capsídeos constituídos por dois tipos de proteínas), os capsídeos destes vírus consistem em muitas cópias de uma única proteína. A característica mais marcante dos vírus vegetais constituídos de RNA é a ocorrência freqüente de genomas partidos, com mais de uma molécula de RNA presente, todas contidas no mesmo capsídeo. No entanto, outros vírus possuem de 2 a 4 moléculas de RNA de tamanhos diferentes, cada uma delas contidas em capsídeos individuais, de modo que as partículas virais podem ser heterogêneas quanto à forma ou densidade. A maneira pela qual estas moléculas de RNA interagem, promovendo a infecção viral, difere de grupo a grupo.

11.25
Tulipas variegadas de Rembrandt. A variegação é causada por uma infecção viral transmitida diretamente de planta a planta.

As necroses e as doenças caracterizadas por mosaico estão entre as doenças vegetais mais comuns causadas pelos vírus. Nas doenças do tipo mosaico, áreas verde-claro ou amarelas — variando em tamanho desde pequenas manchas até amplas faixas — aparecem nas folhas ou em outras áreas verdes. Às vezes, toda a planta infectada pode apresentar-se de coloração verde mais claro que o normal. Quase todas as doenças do tipo mosaico são causadas por vírus. As manchas ou os bordos amarelos das folhas de algumas variedades cultivadas premiadas podem ser causadas por vírus; a aparência variegada de algumas flores é resultado de infecções virais que passam de geração a geração (Fig. 11.25).

As doenças virais reduzem intensamente a produtividade de muitas das diversas culturas em todo o mundo, e grande esforço tem sido despendido para descobrir maneiras eficientes para controlar estas doenças. A produção de plantas livres de vírus, através de cultura de meristemas, é um dos métodos altamente efetivos. Um pequeno ápice em crescimento (tecido meristemático), o qual é normalmente isento de vírus, na maioria das plantas, é retirado da planta-mãe e induzido a formar um novo indivíduo completo. A cultura de meristema tem sido usada para eliminar vírus e para aumentar bastante o rendimento, em várias culturas, incluindo batatas e ruibarbo (ver Fig. 25.22).

Outra abordagem sobre o controle dos vírus de plantas tem enfocado o deslocamento destes patógenos dentro da hospedeira. Todos os vírus se deslocam, seja por pequenas distâncias, através da passagem célula a célula, via plasmodesmas, ou por longas distâncias, pelo sistema vascular. A disseminação célula a célula é freqüentemente facilitada por um ou mais produtos sintetizados pelo gene viral, possibilitando que partículas grandes



11.26
Elétron-micrografia de transmissão do viróide do afilamento do tubérculo da batata (setas), misturado com fragmentos da molécula de DNA-dupla fita de um bacteriófago. Esta micrografia ilustra a enorme diferença de tamanho entre um viróide e um vírus.

passem pelos plasmodesmas (ver Figs. 2.31 e 4.14). Plantas modificadas por engenharia genética, contendo genes virais específicos, que impedem a passagem das partículas virais e inviabilizam, desta forma, o deslocamento célula a célula, serão cada vez mais empregadas na agricultura.

VIRÓIDES E OUTRAS PARTÍCULAS INFECCIOSAS

Os **viróides** são os menores agentes conhecidos que causam doenças infecciosas. Eles são muito menores do que os menores genomas virais, não possuem envoltórios protéicos e não codificam para qualquer proteína ou produto genético, a não ser o seu próprio RNA. Embora se suspeite da existência de partículas similares em alguns animais, os viróides têm sido isolados apenas de plantas. Eles são constituídos de uma molécula pequena de RNA-fita simples, que se replica de maneira autônoma nas células suscetíveis. Viróides têm sido identificados como agentes responsáveis por algumas doenças de plantas economicamente importantes. Um tipo de viróide, por exemplo, foi o responsável pela morte de milhões de coqueiros nas Filipinas, durante os últimos cinqüenta anos, e um outro quase acabou com a indústria relacionada aos crisântemos, nos Estados Unidos, no início da década de 50.

O primeiro viróide caracterizado — o do afilamento do tubérculo da batata ou PSTV — foi identificado por Theodor O. Diener, do Departamento de Agricultura dos Estados Unidos, em 1971. Batatas infectadas com o PSTV ficam alongadas (em forma de fuso) e nodosas; às vezes, elas apresentam profundas fendas na sua superfície. PSTV é um dos maiores viróides entre aqueles atualmente conhecidos; seu RNA, que pode existir tanto como um círculo fechado ou uma forma aberta, como um gancho, possui 359 bases. Em ambos os casos, os pares de bases complementares encontram-se ligados por pontes de hidrogênio, originando uma estrutura que se assemelha a um RNA-fita dupla. À microscopia eletrônica, ambas as formas do PSTV aparecem como bastões de aproximadamente 50 nanômetros de comprimento (Fig. 11.26). O genoma do PSTV mede apenas cerca de um décimo do tamanho dos vírus mais simples. Os viróides são encontrados quase que exclusivamente no núcleo das células infectadas; replicam-se formando uma fita complementar que age como molde, de maneira semelhante à que ocorre na replicação viral. Provavelmente, enzimas do hospedeiro catalisam este processo.

Devido a sua localização nuclear e a sua aparente incapacidade de agir como RNA mensageiro, sugere-se que os viróides possam causar sintomas interferindo a nível da regulação gênica das células infectadas do hospedeiro. Certas proteínas vegetais encontradas nas células sadias estão presentes em quantidades significativamente maiores nas células infectadas.

A ORIGEM DOS VÍRUS

Devido à simplicidade do genoma e à estrutura viral, alguns dos primeiros virologistas erroneamente imaginaram que os vírus pudessem representar os descendentes diretos das unidades auto-replicantes a partir das quais as primeiras células se originaram. Esta linha de descendência é improvável, porque os vírus existem apenas em virtude de sua habilidade de utilizar a maquinaria genética das células hospedeiras. Eles competem com os ácidos nucléicos destas células e se apoderam das atividades genéticas e metabólicas da hospedeira, direcionando-as à formação de novas partículas virais. É claro, portanto, que os vírus surgiram após a evolução das células, nas quais o código genético já estava estabelecido.

Os vírus provavelmente se originaram independentemente, em várias ocasiões, durante a história da vida na Terra. Eles podem evoluir com espantosa rapidez, em resposta a fortes pressões de seleção. Parece que novos vírus estão ainda hoje se originando, tanto a partir de bactérias como de eucariontes.

Resumo

As bactérias — os procariontes — são os menores organismos e aqueles estruturalmente mais simples. Elas carecem de um núcleo organizado e de organelas celulares ligadas à membrana. As bactérias estão enquadradas nos reinos Eubacteria e Archaebacteria. Elas não se reproduzem sexuadamente, mas sim através de fissão. A maior parte de seu material genético está incorporada em uma única molécula circular de DNA-dupla fita, a qual se replica antes da divisão celular; freqüentemente, pequenos círculos adicionais de DNA-dupla fita, conhecidos como plasmídeos, também estão pre-

sentes. Exceção feita aos micoplasmas, todas as bactérias possuem parede celular rígida. Nas Eubacteria, esta parede é composta principalmente de peptideoglicano. Bactérias Gram-negativas, as quais apresentam paredes que não fixam o corante cristal violeta, possuem um espesso revestimento de lipopolissacarídeo sobre a camada de peptideoglicano, a verdadeira parede celular. Todas as bactérias são unicelulares, embora suas células possam estar ligadas umas às outras após a divisão celular, formando cadeias de células (filamentos) ou outras estruturas multicelulares semelhantes. Os plasmodesmas são muito raros, ocorrendo apenas em algumas cianobactérias.

As Archaebacteria, que incluem os produtores de metano, diferem das Eubacteria na composição de sua parede celular, na seqüência de bases de seu RNA ribossômico e em outras características. Elas sobrevivem em raros ambientes, que lembram aqueles existentes no início da história da Terra. As Archaebacteria são mais similares, em algumas características fundamentais, aos eucariontes do que às Eubacteria.

Entre as bactérias, a maioria das espécies é heterotrófica; assim como os fungos, elas atuam como decompositores no ecossistema mundial e são extremamente abundantes. Como um grupo, as bactérias são, sob o aspecto metabólico, extremamente versáteis; além das heterotróficas, existem as bactérias fotossintetizantes (fotoautotróficas) e quimioautotróficas. Algumas bactérias são aeróbias, outras são anaeróbias obrigatórias, e ainda outras são anaeróbias facultativas. Alguns gêneros desempenham papéis importantes no ciclo do nitrogênio, enxofre e carbono. Muitas bactérias são patógenos importantes, tanto para plantas como para animais. Um grupo distinto de bactérias, os micoplasmas, que não possuem parede celular e são bastante pequenos, inclui muitos organismos causadores de doença.

Bactérias fotossintetizantes podem ser classificadas em pelo menos cinco grupos diferentes, dois dos quais, as cianobactérias e *Prochloron*, contêm clorofila *a*, a mesma molécula que ocorre em todos eucariontes fotossintetizantes. Parece evidente que as bactérias estão envolvidas na origem simbiótica dos cloroplastos. Nos primórdios da história dos eucariontes, um evento simbiótico semelhante a este envolvido na origem dos cloroplastos parece ter dado origem às mitocôndrias; é provável que as bactérias purpúreas sem enxofre foram o grupo envolvido neste evento.

Bactérias quimiossintetizantes obtêm energia a partir da oxidação de moléculas inorgânicas. Alguns gêneros que oxidam proteínas e aminoácidos convertem o íon amônio a nitritos, e outros são capazes de converter nitritos a nitratos. Adicionalmente, cianobactérias, tanto simbióticas como de vida livre, conseguem fixar o nitrogênio atmosférico; cianobactérias filamentosas realizam o mesmo, dentro de células especializadas denominadas heterocistos, a partir das quais o oxigênio é eliminado. A maior parte da conversão do nitrogênio atmosférico em nitratos, entretanto, é feita por bactérias dos gêneros *Rhizobium* e *Bradyrhizobium,* que formam nódulos nas raízes de plantas da família da ervilha (Fabaceae ou Leguminosae), e por actinomicetos que formam nódulos nas raízes de algumas outras plantas. Sem as bactérias, o ciclo do nitrogênio não ocorreria, e a vida na Terra, como se conhece, não seria possível.

As células bacterianas podem ter a forma de bastão (bacilos), esférica (cocos) ou espiralada (espirilos). Se a parede celular não se dividir completamente, após a fissão celular, as células-filhas podem agrupar-se em filamentos ou em massas sólidas. As bactérias podem apresentar flagelos e ser móveis; a rotação do flagelo movimenta as bactérias através da água. Elas também podem apresentar estruturas menores, em forma de bastão, conhecidas como fímbrias. Algumas bactérias movem-se por deslizamento.

Os vírus são fragmentos não-vivos de genoma, que evoluíram tanto a partir de bactérias como de eucariontes. Eles contêm RNA ou DNA, envolto por uma capa de proteína, ou capsídeo, e algumas vezes, também, por um envelope contendo lipídio. O tamanho dos vírus é comparável ao das grandes macromoléculas. Muitos são esféricos, com simetria icosaédrica (20 faces), e vários deles têm forma de bastão, com simetria helicoidal.

Os vírus são responsáveis por muitas doenças humanas e dos animais em geral, e também por mais de 1.000 tipos de doenças vegetais. Destacam-se, entre elas, as que causam necrose e mosaico.

Os vírus não podem replicar-se fora das células vivas e parece que se originaram de fragmentos que se desprenderam do material genético tanto de bactérias como de eucariontes, os quais, liberados, adquiriram a capacidade de sintetizar um envoltório rico em proteína e começaram a atuar dentro das células hospedeiras.

Os vírus de RNA podem funcionar como um RNA mensageiro nas células hospedeiras, ou de modo a dirigir a síntese de uma cadeia complementar de RNA, que age como um molde para a produção do RNA viral. Os vírus de DNA simplesmente competem com o DNA da célula hospedeira. Entre os vírus que causam doenças nas plantas, apenas dois grupos não são constituídos de RNA. As doenças virais, na sua maioria, são transmitidas de planta a planta por insetos ou nematóides. Dentro das plantas hospedeiras, os vírus podem movimentar-se de célula a célula, através dos plasmodesmas, ou disseminarem-se por distâncias maiores, através do sistema vascular.

Os viróides, que causam certas doenças vegetais, consistem em pequenas moléculas de RNA. Ao contrário dos vírus, os viróides carecem de envoltório protéico. Acredita-se que eles interfiram com a regulação gênica nas células hospedeiras nas quais eles ocorrem, principalmente dentro do núcleo.

Sugestão para Leituras Adicionais

Agrios, George N.: *Plant Pathology*, 3d ed., Academic Press, Inc., New York, 1988.

Uma avaliação sistemática das doenças das plantas e dos organismos que as causam.

Atlas, Ronald M.: *Microbiology: Fundamentals and Applications*, 2d ed., Macmillan Publishing Company, New York, 1988.

Uma excelente avaliação de todos os aspectos da biologia básica de bactérias, vírus e eucariontes microscópicos.

Brock, Thomas D., and Michael T. Madigan: *Biology of Microorganisms*, 6th ed., Prentice Hall, Inc., Englewood Cliffs, N.J., 1991.

Uma apresentação interessante e freqüentemente agradável da microbiologia, incluindo algas e protozoários, com ênfase na célula como um todo e a sua ecologia.

Cooper, J.I., and F.O. MacCallum: *Viruses and the Environment*, Chapman and Hall, New York, 1984.*

Uma introdução excelente à ecologia dos vírus.

Dickinson, C.H., and J.A. Lucas: *Plant Pathology and Plant Pathogens*, 2d ed., Halsted Press, John Wiley & Sons, Inc., New York, 1982.

Uma introdução bem escrita sobre as doenças das plantas, assunto de grande interesse geral e importância econômica.

Diener, T.O.: "The Viroid—A Subviral Pathogen," *American Scientist* 71:481-489, 1983.

Uma excelente revisão das propriedades destas fascinantes partículas de RNA.

Galloway, John: "Nature's Second-Favourite Structure," *New Scientist* 117:36-39, March 31, 1988.

Um breve e fascinante ensaio sobre as formas na natureza, incluindo as de alguns vírus.

Lynch, J.: "Microbes Are Rooting for Better Crops," *New Scientist* 118:45-49, April 28, 1988.

Através do estudo de comunidades de microrganismos que vivem ao redor das raízes das plantas, os cientistas esperam encontrar meios para aumentar o rendimento das culturas.

Margulis, Lynn: *Early Life*, Science Books International, Publishers, Portola Valley, Calif., 1982.

Uma avaliação excelente da história evolutiva das bactérias.

Matthews, R.E.F.: *Plant Virology*, 3d ed., Academic Press, Inc., New York, 1991.

Uma nova edição dos textos gerais mais compreensíveis disponíveis atualmente.

Poole, Philip: "Microbes on the Move," *New Scientist* 125:38-41, March 3, 1989.

Estudos sobre a orientação e os mecanismos de movimento nas bactérias estão recebendo ampla atenção.

Postgate, John: "Microbial Happy Families," *New Scientist* 121:40-44, January 21, 1989.

Uma boa avaliação das maneiras pelas quais seqüências de RNA ribossômico e outras características bioquímicas são aplicadas à classificação das bactérias.

Sagan, Dorion, and Lynn Margulis: *Garden of Microbial Delights: A Practical Guide to the Subvisible World*, Harcourt Brace Jovanovich, Publishers, Boston, 1988.

Uma avaliação impressionante da biodiversidade e do interesse dos microrganismos, as formas domintantes e mais antigas de vida na Terra.

Shapiro, James A.: "Bacteria and Multicellular Organisms," *Scientific American*, June 1988, pages 82-89.

As bactérias, enquanto essencialmente unicelulares, diferenciam-se em vários tipos celulares e formam colônias altamente regulares que parecem ser guiadas por sistemas controladores sofisticados, no tempo e no espaço.

Sonea, S., and M. Paniset: *A New Bacteriology*, Jones and Bartlett Publishers, Inc., Boston, 1983.*

Um livro pequeno e maravilhoso que apresenta uma visão informativa das bactérias como organismos vivos.

* Disponível em brochura.

CAPÍTULO 12

Fungos

12.1
Micélio de vários basidiomicetos sob a casca de uma árvore morta. As atividades de fungos e bactérias tornam possível o material orgânico incorporar-se aos organismos, através da reciclagem nos ecossistemas.

Os fungos são tão diferentes das algas e das plantas como o são dos animais. São discutidos neste texto porque foram tradicionalmente agrupados entre as plantas e por causa de sua complexa interrelação com os vegetais. No entanto, as únicas características que esses dois grupos dividem, outras além de todos serem eucariontes, é a forma de crescimento multicelular, filamentosa ou alongada (poucos fungos — as leveduras — são unicelulares). Os fungos não têm células móveis em qualquer estágio dos seus ciclos de vida e nenhuma conexão evolutiva direta com as plantas. Os dois grupos foram derivados independentemente de grupos unicelulares eucarióticos diferentes. Portanto, tratamos os fungos como um reino distinto — o reino Fungi.

Tradicionalmente, consideravam-se os fungos incluídos não somente nas divisões tratadas neste capítulo, mas também nos protistas heterotróficos discutidos no Cap. 13. Como há pouca evidência de uma relação direta entre os fungos e muitos grupos de protistas que foram tradicionalmente incluídos entre eles, as duas categorias são separadas neste livro para clareza de discussão. Nenhum grupo de protista parece ser o provável ancestral dos fungos, embora se acredite que esse ancestral, se fosse conhecido, certamente seria considerado um membro do reino Protista.

Os fungos, juntamente com bactérias e outros poucos grupos de organismos heterotróficos, são os decompositores da biosfera (Fig. 12.1). Suas atividades são tão necessárias para a continuidade da existência do mundo, como nós o conhecemos, quanto são aquelas dos produtores. A decomposição libera dióxido de carbono na atmosfera e retorna compostos nitrogenados e outras substâncias ao solo, onde eles podem ser utilizados novamente — reciclados — pelas plantas e eventualmente pelos animais. Estima-se que, em média, os 20 cm superiores de solo fértil podem conter quase 5 toneladas de fungos e bactérias por hectare (2,47 acres). Umas 500 espécies de fungos conhecidas, representando grupos distintos, são marinhas, degradando a matéria orgânica no mar, assim como o fazem as terrestres.

Como decompositores, os fungos freqüentemente entram em conflito com os interesses do homem. Um fungo não distingue uma árvore apodrecida que caiu na floresta de um poste utilizado como cerca; é provável que o fungo ataque tanto um como outro. Equipados com um arsenal enzimático poderoso que quebra as substâncias orgânicas, os fungos são, muitas vezes, incô-

modos e altamente destrutivos. Os fungos atacam tecidos, tintas, papelão, couros, ceras, combustíveis, petróleo, madeiras, papéis, isolamentos de cabos e fios, filmes fotográficos e mesmo lentes de equipamentos ópticos — de fato, quase qualquer material concebível. Ainda que algumas espécies de fungos possam ser altamente específicas a determinados substratos, como um grupo eles podem atacar qualquer coisa. Por toda parte são considerados "o castigo" dos produtores, distribuidores e vendedores de alimentos, por crescerem sobre pães, frutas frescas (Fig. 12.2), legumes, carnes e outros produtos. Os fungos reduzem o valor nutricional bem como a palatabilidade de tais produtos alimentares. Também produzem toxinas, algumas das quais — as aflatoxinas — são altamente carcinogênicas, mostrando seus efeitos em concentrações muito baixas, como poucas partes por bilhão.

A importância dos fungos como pragas amplia-se, do ponto de vista comercial, pela habilidade de crescer sob condições amplas. Assim, algumas linhagens de *Cladosporium herbarum*, que atacam carnes estocadas, podem crescer a temperaturas tão baixas quanto −6°C. Em contraste, uma espécie de *Chaetomium* cresce numa temperatura ótima de 50°C e sobrevive mesmo até 60°C.

As qualidades que fazem dos fungos importantes pragas podem torná-los também de alto valor comercial. Certas leveduras são úteis porque produzem substâncias tais como etanol e dióxido de carbono, os quais têm papel preponderante na panificação, fermentação e indústria do vinho. Outros fungos proporcionam sabor e aroma distintos em diferentes tipos de queijos. O uso comercial dos fungos na indústria está crescendo, e muitos antibióticos — incluindo a penicilina, a primeira de tais substâncias a ser largamente utilizada — são produzidos por fungos. Dezenas de fungos são ingeridos regularmente pelo homem, e alguns deles são cultivados comercialmente. A habilidade dos fungos em degradar substâncias está levando à investigação desses organismos em programas de "limpeza" do meio ambiente.

Um exemplo notável do valor de compostos derivados dos fungos é a ciclosporina, uma "droga maravilhosa", que se tornou disponível em 1979 e que foi isolada do fungo *Tolypocladium inflatum*, habitante do solo. A ciclosporina reprime as reações imunológicas que causam rejeição de órgãos transplantados, reduzindo assim a probabilidade de rejeição, com a vantagem de não apresentar os efeitos colaterais indesejáveis de outras drogas usadas para esse fim. Somente com o advento dessa droga extraordinária fez-se possível o retorno às atividades de transplante de órgãos, as quais haviam sido praticamente abandonadas no início de 1980. Todos agora conhecem o sucesso das cirurgias de transplante.

Os tipos de relações entre os fungos e outros organismos são extremamente diversos. Por exemplo, 4/5 de todas as plantas vasculares formam associações mutualistas benéficas (chamadas micorrizas) entre suas raízes e os fungos; essas associações desempenham um papel crítico na nutrição das plantas (ver adiante). Como outro exemplo, liquens (ver adiante) são associações simbióticas entre fungos e células de algas ou de cianobactérias; os liquens ocupam muitos habitats extremamente hostis. Muitos fungos atacam organismos vivos, antes que eles morram, e muitas vezes o fazem de modo surpreendente (ver os relatos sobre "Fungos Predadores" adiante). Eles são os principais responsáveis pelas doenças das plantas; acima de 5.000 espécies de fungos atacam culturas de alto valor econômico, bem como plantas ornamentais e outras não cultivadas. Certos fungos atacam árvores vivas, causando enormes perdas na produção mundial de madeiras. Outros fungos causam sérias doenças no homem e em animais domésticos.

Cerca de 77.000 espécies de fungos (incluindo os liquens) foram descritas e muitas outras espera-se ainda serem descobertas. Acredita-se que existam tantas espécies de fungos quantas são as espécies de plantas, embora poucos fungos tenham sido descritos.

Biologia dos Fungos

Fungos são essencialmente terrestres. Embora muitos fungos sejam unicelulares, a maioria é filamentosa, e estruturas tais como as dos cogumelos consistem em muitos filamentos densamente unidos (Fig. 12.3). Os filamentos dos fungos são co-

12.2
Rhizopus sp., *um fungo muito comum, crescendo sobre morangos.*

12.3
O cogumelo Hygrocybe aurantiosplendens, *que cresce numa floresta de* redwood *na Califórnia central, compõe-se de hifas densamente agrupadas chamadas micélio. Cogumelos reproduzem-se por esporos que são formados sob o píleo, em estruturas alinhadas nas lamelas.*

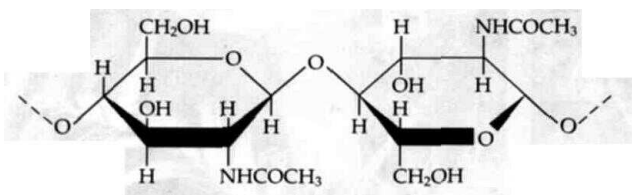
nhecidos como **hifas**, e uma massa de hifas é chamada **micélio** (ver Fig. 12.1). O crescimento das hifas ocorre pela região apical, embora as proteínas sejam sintetizadas em todo o micélio. As hifas crescem rapidamente e um fungo pode produzir mais de 1 km de micélio em 24 horas. (As palavras "micélio" e **micologista** — o cientista que estuda os fungos — são derivadas do grego "*myketos*" que significa "fungos".)

A parede celular das plantas e de muitos protistas constitui-se de microfibrilas de celulose, que são interpenetradas por uma matriz de moléculas não celulósicas, tais como hemiceluloses e substâncias pécticas. Nos fungos, a parede celular é constituída essencialmente por outro polissacarídeo — **quitina** — que é a mesma substância encontrada nos revestimentos, ou exoesqueletos, dos artrópodos, tais como insetos, aracnídeos e crustáceos (Fig. 12.4). A quitina é mais resistente à degradação microbiana do que a celulose.

Com o seu rápido crescimento e forma filamentosa, os fungos têm uma relação com o seu ambiente muito diferente de qualquer outro grupo de organismos. A relação superfície/volume é muito alta, e assim eles estão em íntimo contato com o ambiente, como as bactérias. Comumente nenhuma parte de um fungo está mais do que alguns poucos micrômetros do ambiente externo, estando separado somente pela fina parede e a membrana plasmática. Com seu micélio extenso, um fungo pode acarretar um efeito acentuado ao seu redor — por exemplo, na agregação de partículas de solo. Hifas da mesma espécie freqüentemente se fundem, mesmo quando tiveram origem de esporos diferentes, aumentando, assim, a intrincada rede de filamentos fúngicos.

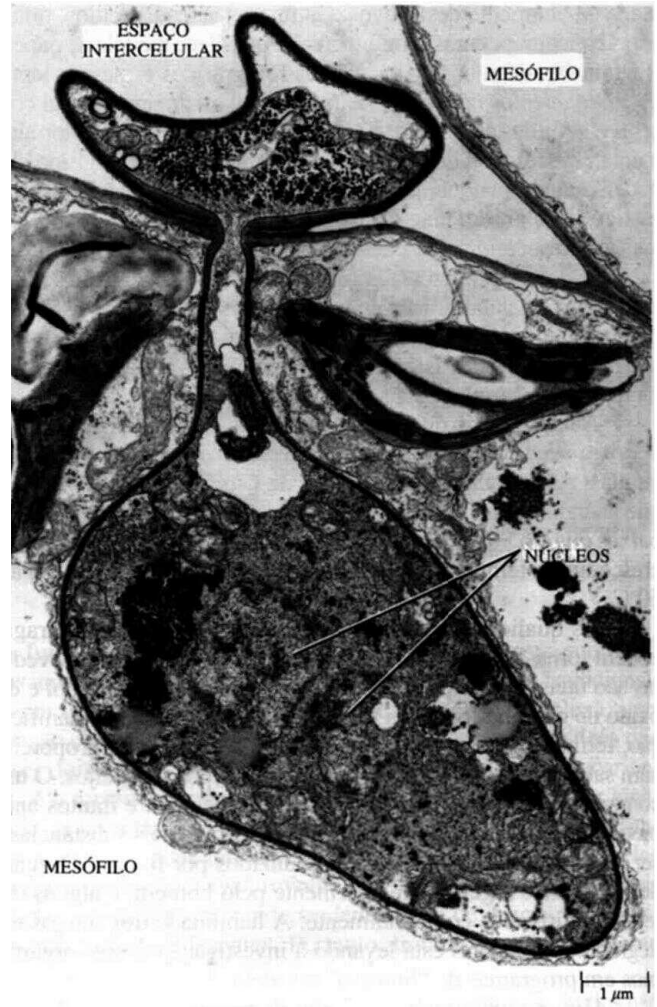
Um aspecto dessa relação íntima entre os fungos e o ambiente acontece porque todas as suas partes são metabolicamente ativas; camadas mortas de tecidos, tais como o cerne, não apresentam fungos. As enzimas e outras substâncias secretadas pelos fungos têm um efeito imediato ao redor e são importantes para a manutenção dos próprios fungos. Os fungos absorvem o alimento principalmente pelo ápice da hifa e/ou nas proximidades dessa região.

Todos os fungos são heterotróficos. Para obtenção de seu alimento eles agem como sapróbios (vivendo sobre matéria orgânica proveniente de organismos mortos), como parasitas ou como simbiontes mutualistas. Alguns fungos, principalmente leveduras, podem liberar energia pela fermentação, tal como acontece na produção de álcool etílico a partir da glicose. Glicogênio é o principal polissacarídeo de reserva de muitos fungos, bem como em animais e em bactérias; os lipídios têm importante papel como reserva em outros membros do grupo.



CHITIN
QUITINA

12.4
A quitina consiste em unidades repetidas de β-1,4 N-acetilglucosamina. Ligações similares são encontradas entre as unidades de glicose na celulose e entre as unidades de polissacarídeos da parede celular das bactérias, sugerindo que tais ligações formam uma estrutura resistente de polissacarídeos. A quitina é característica da parede celular dos fungos, bem como dos exoesqueletos dos insetos e outros artrópodos.



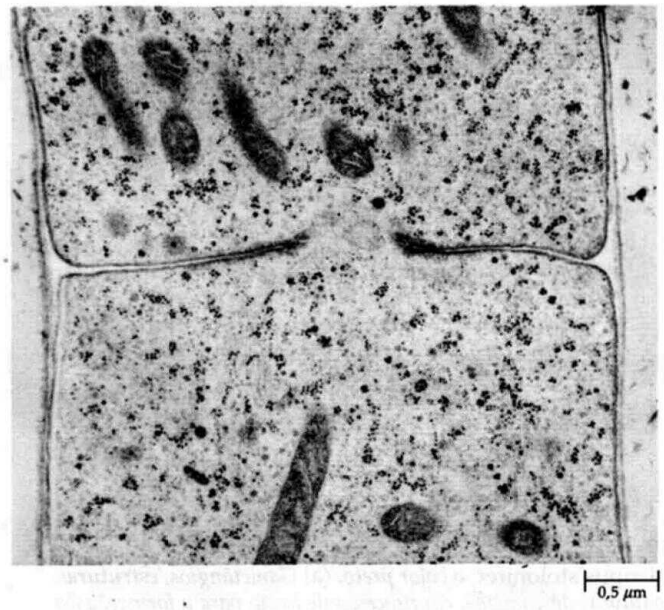
12.5
Elétron-micrografia de um haustório de Melampsora lini, *uma ferrugem, crescendo numa célula da folha do linho (*Linum usitatissimum*). No espaço intercelular, no topo da figura, está a célula-mãe do haustório. A estreita hifa de penetração leva ao haustório, porção grande e bulbosa, dentro da célula do mesófilo.*

Hifas especializadas, conhecidas como **rizóides**, ancoram ao substrato alguns tipos de fungos. Fungos parasitas freqüentemente têm hifas especializadas similares, chamadas **haustórios**, as quais absorvem alimentos diretamente das células de outros organismos (Fig. 12.5).

Todos os fungos têm parede celular e produzem esporos. Os fungos não são móveis e não produzem células com cílios ou flagelos durante seus ciclos de vida. Muitos esporos são dispersos pelo vento ou pela água, enquanto outros são transportados por insetos ou outros artrópodos.

A Evolução dos Fungos

Os primeiros fungos foram provavelmente organismos eucariontes unicelulares que aparentemente não tiveram outras formas correspondentes por longo período. Desses organismos derivaram os fungos **cenocíticos**, nos quais muitos núcleos são encontrados num citoplasma comum. (*Cenocítico* significa "contido num vaso comum", ou multinucleado, os núcleos não separados



12.6
Fotomicrografia de um septo, entre duas células, no ascomiceto Gibberella acuminata. *As estruturas grandes, globulares, são mitocôndrias e os grânulos pequenos e escuros são ribossomos. Este espécime foi seccionado através da região central do poro, na fase final de formação do septo.*

por paredes.) Os fungos cenocíticos atuais são classificados como membros da divisão Zygomycota, comumente conhecidos como zigomicetos.

Nos membros da divisão Ascomycota, chamados ascomicetos, e na divisão Basidiomycota, ou basidiomicetos, o micélio é septado — dividido por paredes celulares — mas os septos, ou paredes transversais, são perfurados por um poro central (Fig. 12.6). Nos ascomicetos, contudo, os núcleos passam facilmente através dos poros das hifas, e o micélio é, dessa forma, funcionalmente cenocítico. Relações evolutivas entre essas três divisões dos fungos são difíceis de estabelecer; não há evidências de relações próximas entre os zigomicetos e os outros dois grupos, com um ancestral comum.

Os fungos estão entre os mais antigos eucariontes, mas sua história primitiva é pouco conhecida. O fóssil mais primitivo que se parece com um fungo ocorre em camadas de cerca de 900 milhões de anos, mas o mais antigo que foi identificado como fungo data do período Ordoviciano, 450 a 500 milhões de anos atrás (ver Apêndice D). Fungos cenocíticos lembrando zigomicetos foram associados com as plantas vasculares mais primitivas, no período Siluriano, cerca de 400 milhões de anos atrás (ver Cap. 16), e todas as três divisões dos fungos certamente existiram próximo ao período Carbonífero, há 300 milhões de anos. A grande maioria dos fungos é terrestre e a invasão da terra pelas plantas e animais, que teve início há cerca de 430 milhões de anos, parece ter sido o evento que acarretou sua diversificação.

Reprodução nos Fungos

As estruturas reprodutivas dos fungos são separadas das hifas por septos. Essas estruturas são chamadas **gametângios** se estiverem diretamente envolvidas na produção de gametas, e **esporângios** (zigomicetos) ou **células conidiogênicas** (ascomicetos e alguns basidiomicetos) se estiverem envolvidas na produção de esporos assexuados. A meiose típica se segue à formação do zigoto em todos os fungos; em outras palavras, a meiose nos fungos é zigótica (ver Fig. 10.10a, Cap. 10).

Esporos imóveis são característicos na reprodução dos fungos. Alguns desses esporos são "secos" e muito pequenos; eles podem permanecer em suspensão no ar por longos períodos, sendo assim carregados a grandes altitudes e distâncias. Essa propriedade ajuda a explicar a ampla distribuição de muitas espécies. Outros esporos são mucilaginosos e aderem aos corpos dos insetos e outros artrópodos que se encarregam de espalhá-los de um lugar para outro. Os esporos da maioria dos fungos são ejetados balisticamente para o ambiente (ver Fototropismo em *Pilobolus*, mais adiante). As cores vivas e texturas pulverulentas freqüentemente vistas nos fungos são produzidas pelos esporos.

MITOSE E MEIOSE

Uma das características mais importantes nos fungos é a divisão nuclear. Nos fungos, os processos da meiose e da mitose são diferentes daqueles que ocorrem nas plantas, nos animais e vários protistas. Em muitos fungos a carioteca não se desintegra e se refaz mas estrangula-se próximo ao ponto médio entre os dois núcleos-filhos; em outros ela se quebra próximo à região mediana. Na maioria dos fungos, o fuso se forma dentro do núcleo; em alguns basidiomicetos, no entanto, parece se formar no citoplasma e direcionar-se para o núcleo. Os fungos não possuem centríolo mas formam estruturas únicas chamadas **corpos centriolares***, que aparecem junto aos pólos do fuso. Estas características indicam que os fungos não estão diretamente relacionados a outros eucariontes atuais; eles claramente merecem ser tratados como um reino separado.

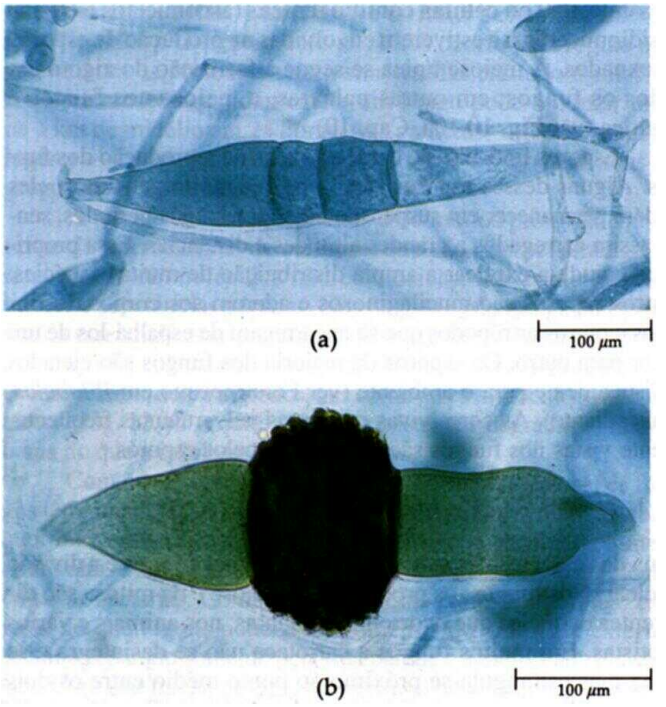
Os Grandes Grupos de Fungos

DIVISÃO ZYGOMYCOTA

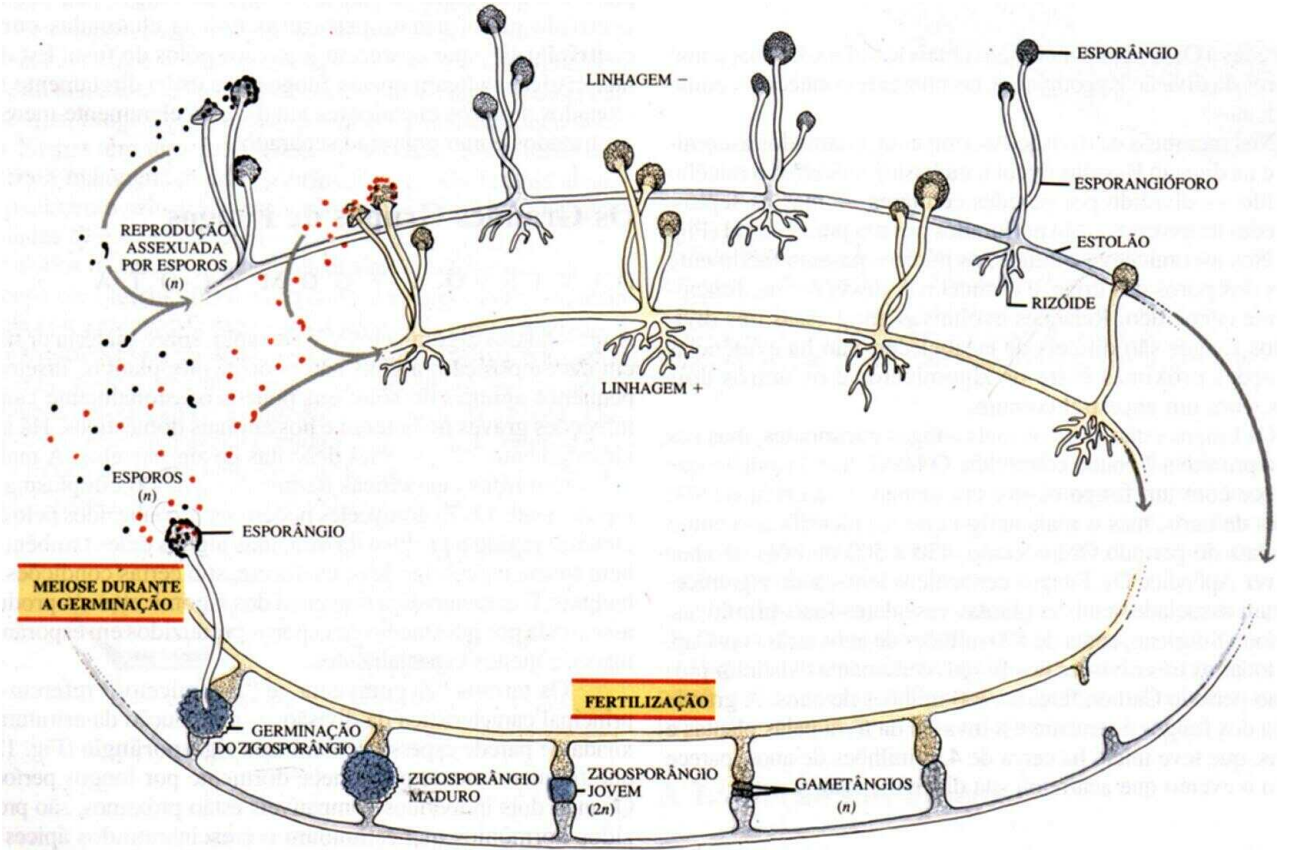
A maioria dos zigomicetos vive no solo, sobre matéria orgânica em decomposição; alguns são parasitas de plantas, insetos ou pequenos animais do solo; uns poucos ocasionalmente causam infecções graves no homem e nos animais domésticos. Há aproximadamente 765 espécies descritas de zigomicetos. A maioria deles tem hifas cenocíticas dentro das quais o citoplasma flui rapidamente. Os Zygomycetes podem ser reconhecidos pelo crescimento rápido e profuso da hifa, mas alguns deles também exibem forma unicelular, leveduriforme, sob certas condições ambientais. É característica universal dos zigomicetos a reprodução assexuada por intermédio de esporos produzidos em esporângios mais ou menos especializados.

Os termos "Zygomycota" e "zigomicetos" referem-se à principal característica da divisão — a produção da estrutura sexuada de parede espessa denominada **zigosporângio** (Fig. 12.7), que freqüentemente permanece dormente por longos períodos. Quando dois indivíduos compatíveis estão próximos, são produzidos hormônios que estimulam o crescimento dos ápices das

*N.T.: Essas estruturas são conhecidas também como **centrossomo** ou **cinetócoro-equivalente**, as quais podem ter formas diferentes. De qualquer maneira, a estrutura típica 9 + 2, representada por conjuntos de microfibrilas, está ausente.



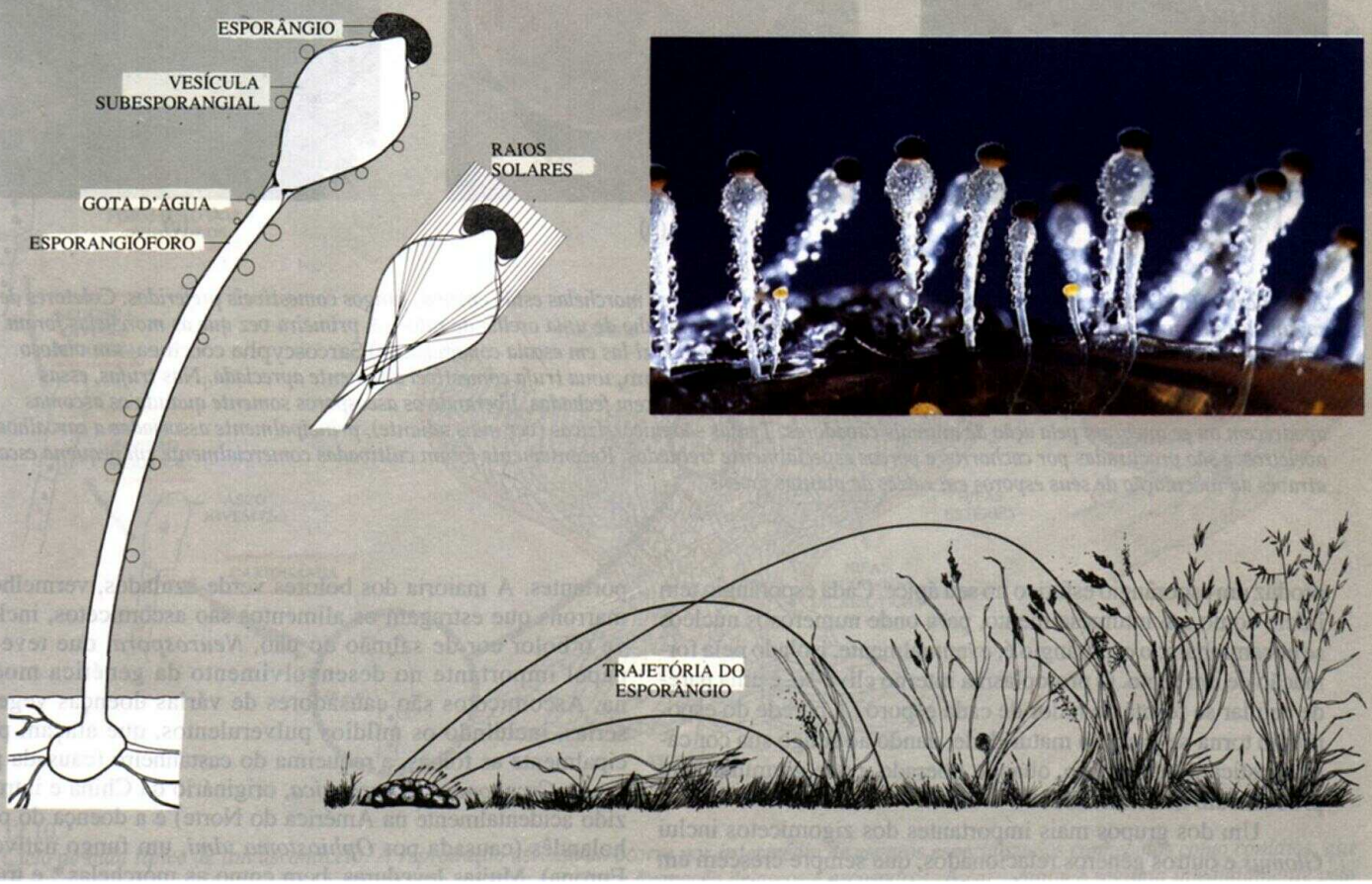
12.7
Rhizopus stolonifer, *o bolor preto. (a) Gametângios, estruturas produtoras de gametas, em processo de fusão para a formação do zigosporângio. (b) Um zigosporângio ou estrutura de reprodução sexuada. Os zigosporângios contêm um a vários núcleos diplóides, os zigotos.*



12.8
Em Rhizopus stolonifer, como na maioria dos zigomicetos, a reprodução assexuada por esporos haplóides é o principal modo de reprodução. A reprodução sexuada ocorre menos freqüentemente. Nesta espécie, isto envolve o cruzamento entre linhagens geneticamente diferentes, que são tradicionalmente denominadas + e −. (Ainda que as linhagens sejam morfologicamente indistintas umas das outras, elas são mostradas aqui em duas cores.) O zigosporângio, em Rhizopus, desenvolve uma parede espessa, escura e rugosa, permanecendo dormente por meses.

Fototropismo em *Pilobolus*

Em *Pilobolus*, um zigomiceto com 5 a 10 mm de altura e que cresce sobre fezes, os esporângios são atirados em direção a luz. Os esporangióforos desse fungo crescem em direção à luz; assim, os raios luminosos entram na vesícula subesporangial, que essencialmente é uma lente, e convergem para uma área basal fotorreceptora. A luz promove o crescimento do esporangióforo do lado oposto à entrada dos raios, causando sua curvatura em direção à luz. A alta pressão de turgor do líquido no vacúolo, dentro da vesícula subesporangial, causa seu rompimento, fazendo com que o esporângio seja jogado a uma distância de 2 metros ou mais, e a uma velocidade inicial aproximada de 50 km por hora! Considerando que os esporângios têm somente cerca de 80 micrômetros de diâmetro, é uma distância enorme. Após o esporângio ter sido arremessado, o esporangióforo colapsa. O esporângio adere onde aterrissa, e se for sobre uma folha de gramínea, pode ser ingerido por um herbívoro. Ele passa ileso através do trato digestivo do herbívoro e é depositado com as fezes do animal, recomeçando o ciclo novamente.



hifas, os quais se tocam desenvolvendo-se em gametângios. Algumas espécies são **homotálicas** (autoférteis) e podem produzir estruturas sexuadas a partir de uma única linhagem; muitas outras, como *Rhizopus* (Fig. 12.8), são **heterotálicas** e necessitam de uma linhagem + e outra – para a reprodução sexuada.

Os gametângios ficam separados do restante do micélio pela formação de septos (ver Fig. 12.8). As paredes entre os dois gametângios que se tocam dissolvem-se e os dois protoplastos multinucleados entram em contato. Um zigosporângio com parede espessa é produzido após a fusão dos dois gametângios multinucleados. Dentro do zigosporângio, os gametas — que são simplesmente núcleos — fundem-se, formando um ou mais núcleos diplóides, ou zigotos. (Nos zigomicetos, o zigosporângio é freqüentemente chamado zigosporo, mas desde que ele contém muitos núcleos diplóides, que são os zigotos, preferimos a terminologia apresentada aqui.)

A meiose ocorre quando o zigosporângio germina com a quebra da parede, produzindo um esporângio muito similar ao esporângio assexuado. Esporos haplóides, produzidos assexuadamente dentro do esporângio, germinam, e o ciclo recomeça.

Um membro dessa divisão, muito bem conhecido e familiar, é *Rhizopus stolonifer*, o bolor preto que forma massas cotonosas na superfície de alimentos úmidos e ricos em carboidratos, e que ficam expostos ao ar (ver Fig. 12.2). Esse organismo é também um destruidor sério de frutas e vegetais estocados. O ciclo de vida de *R. stolonifer* é ilustrado na Fig. 12.8. O micélio é composto por muitas hifas haplóides distintas. A maior parte do micélio é composta por hifas cenocíticas que crescem rapidamente no substrato, absorvendo nutrientes. Dessas, originam-se os **estolões**, hifas em forma de arco. Os estolões formam rizóides quando seus ápices entram em contato com o substrato. De cada um desses pontos nasce uma ramificação ereta e vigorosa, chamada **esporangióforo**, que

(a)

(b)

(c)

12.9
Ascomicetos. (a) *Uma morchela,* Morchella esculenta. *As verdadeiras morchelas estão entre os fungos comestíveis preferidos. Coletores de cogumelos procuram-nas quando as folhas de carvalho estão "do tamanho de uma orelha de rato". A primeira vez que as morchelas foram cultivadas com sucesso foi em 1983, mas ainda não se conseguiu produzi-las em escala comercial.* (b) Sarcoscypha coccinea, *um vistoso fungo escarlate, com ascoma aberto (apotécio).* (c) Tuber melanosporum, *uma trufa comestível altamente apreciada. Nas trufas, essas estruturas produtoras de esporos crescem enterradas no solo e permanecem fechadas, liberando os ascosporos somente quando os ascomas apodrecem ou se quebram pela ação de animais cavadores. Trufas são micorrízicas (ver mais adiante), principalmente associadas a carvalhos e aveleiros, e são procuradas por cachorros e porcos especialmente treinados. Recentemente foram cultivadas comercialmente em pequena escala, através da inoculação de seus esporos em raízes de plantas jovens.*

produz um esporângio esférico no seu ápice. Cada esporângio tem início como um intumescimento, para onde numerosos núcleos se encaminham; o esporângio é, eventualmente, isolado pela formação de um septo. O protoplasma interno cliva-se, e uma parede celular se forma ao redor de cada esporo. A parede do esporângio torna-se preta na maturidade, dando ao fungo sua cor característica. Cada esporo, quando liberado, pode germinar para produzir um novo micélio.

Um dos grupos mais importantes dos zigomicetos inclui *Glomus* e outros gêneros relacionados, que sempre crescem em íntima associação com as raízes das plantas, formando micorrizas, as quais serão discutidas mais adiante. Outro grupo de zigomicetos que tem grande significado ecológico, a ordem Entomophthorales, é parasita de insetos e outros pequenos animais (ver Fig. 10.8b). Espécies dessa ordem, a maioria reproduzindo-se por esporos assexuados e terminais que são liberados à maturidade, estão sendo cada vez mais utilizadas no controle biológico de insetos nocivos à agricultura.

Os tricomicetos, um terceiro grupo de zigomicetos, têm uma relação interessante com os artrópodos. Esses fungos são encontrados em larvas de insetos aquáticos, caranguejo e outros crustáceos. Os tricomicetos nunca são vistos porque ocorrem no intestino do organismo hospedeiro, onde alguns são tidos como provedores de vitaminas para o animal.

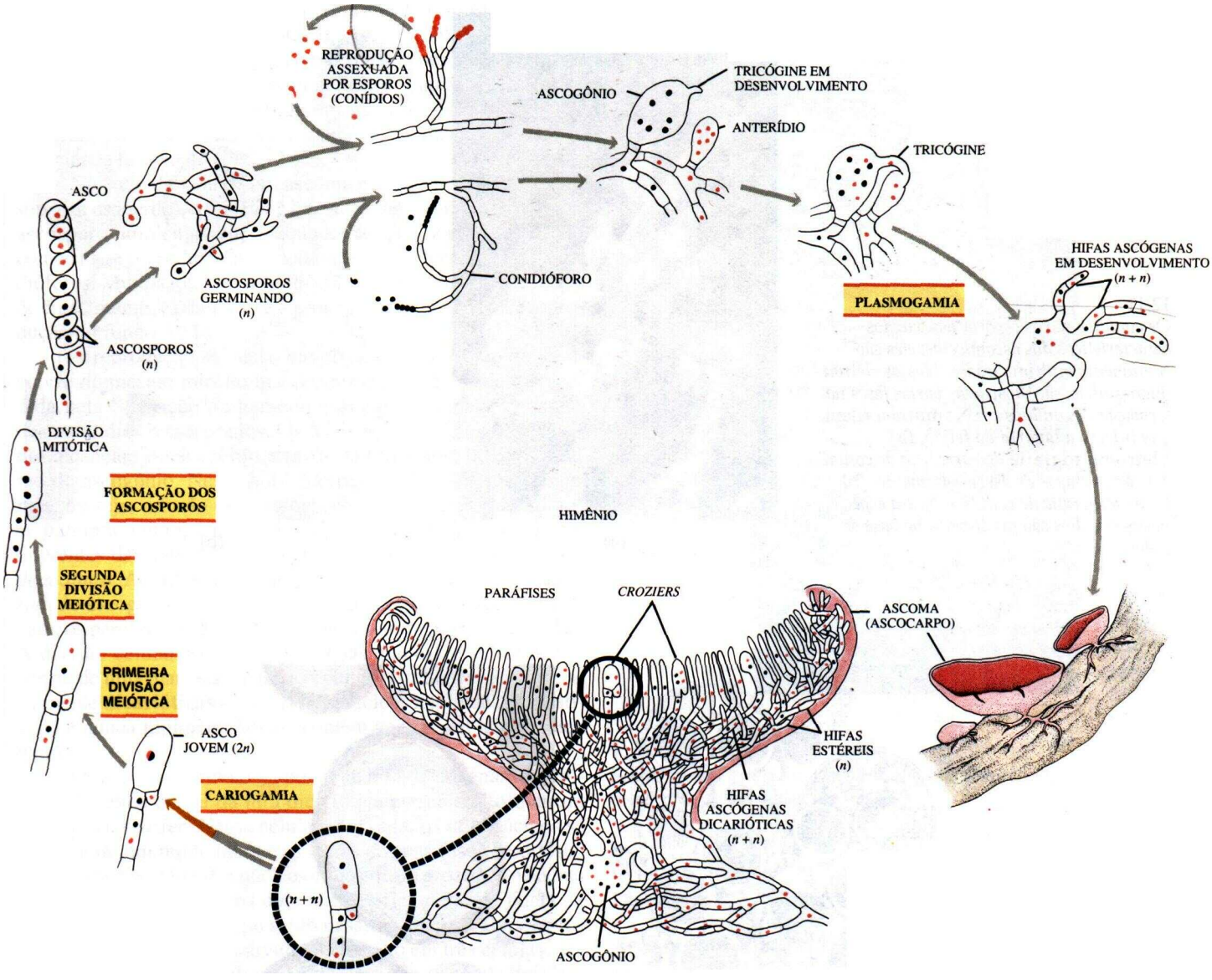
DIVISÃO ASCOMYCOTA

Os ascomicetos compreendem cerca de 30.000 espécies descritas, que incluem vários fungos familiares e economicamente importantes. A maioria dos bolores verde-azulados, vermelhos e marrons que estragam os alimentos são ascomicetos, inclusive o bolor cor de salmão do pão, *Neurospora*, que teve um papel importante no desenvolvimento da genética moderna. Ascomicetos são causadores de várias doenças vegetais sérias, incluindo os míldios pulverulentos, que atacam principalmente as folhas, a requeima do castanheiro (causada pelo fungo *Cryphonectria parasitica*, originário da China e introduzido acidentalmente na América do Norte) e a doença do olmo holandês (causada por *Ophiostoma ulmi*, um fungo nativo da Europa). Muitas leveduras, bem como as morchelas * e trufas, também são ascomicetos (Fig. 12.9). Milhares de outras espécies de ascomicetos, algumas sem dúvida de grande importância econômica, ainda não foram descobertas e descritas cientificamente.

Com exceção das leveduras unicelulares, os ascomicetos são filamentosos quando estão crescendo. Em geral suas hifas são septadas. Entretanto, os septos são perfurados (Fig. 12.6) e tanto o citoplasma quanto os núcleos podem mover-se através dos poros. As células das hifas do micélio vegetativo podem ser uninucleadas ou multinucleadas. Alguns ascomicetos são homotálicos e outros são heterotálicos.

O ciclo de vida de um ascomiceto está representado na Fig. 12.10; esse esquema deve ser consultado várias vezes para a compreensão do texto a seguir. Na maioria das espécies desta divisão, a reprodução assexuada é feita através da formação de

*N.T.: São os ascomas comestíveis dos fungos do gênero *Morchella*.



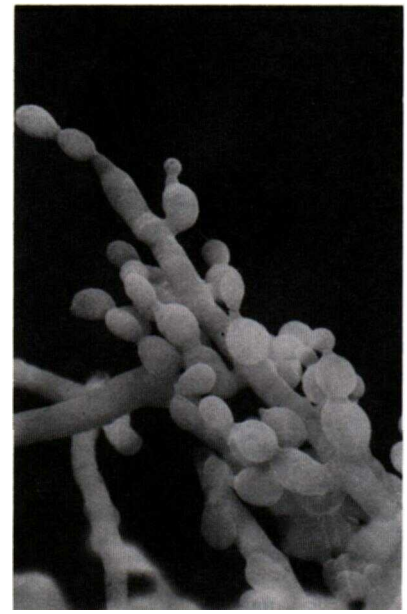
12.10
Ciclo de vida típico de um ascomiceto. A reprodução assexuada ocorre por intermédio de esporos especializados conhecidos como conídios, que são comumente multinucleados. A reprodução sexuada envolve a formação de ascos e ascosporos. A cariogamia é seguida imediatamente pela meiose, no asco, resultando na produção dos ascosporos.

esporos especializados conhecidos como **conídios** (palavra de origem grega que significa "poeira fina"). Os conídios, que usualmente são multinucleados, são formados a partir de células conidiogênicas (Fig. 12.11); tais células normalmente nascem no ápice de hifas modificadas denominadas **conidióforos** ("portadores de conídios"). Diferentes dos zigomicetos, os ascomicetos não produzem esporângios dentro dos quais esporos são formados após a mitose.*

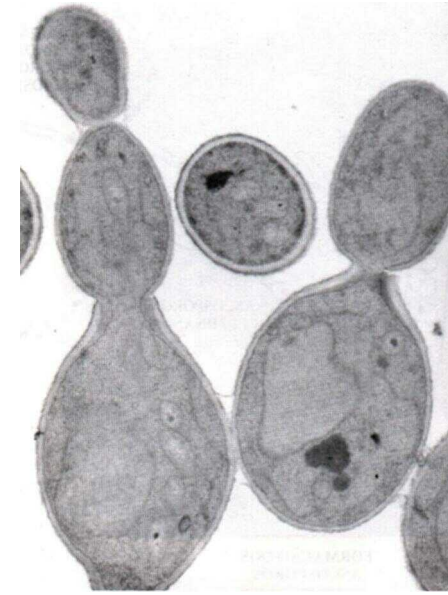
A reprodução sexuada nos ascomicetos sempre envolve a formação de um **asco**,* uma estrutura em forma de saco dentro da qual **ascosporos** haplóides são formados após a meiose. Ascos e ascosporos são estruturas exclusivas que distinguem os ascomicetos de todos os outros fungos (Fig. 12.12). A formação dos ascos usualmente ocorre dentro de uma estrutura complexa composta de hifas entrelaçadas e firmemente compactadas, o **ascoma**, anteriormente conhecido como ascocarpo. Muitos ascomas são macroscópicos. Um ascoma pode ser aberto e com

*N.T.: Trata-se de uma conceituação no mínimo perigosa dos autores do livro. Na realidade, ambos os grupos produzem esporos logo após a fecundação e a mitose está envolvida na formação desses esporos, pois na esmagadora maioria das espécies de ascomicetos também ocorre uma mitose após a meiose para a formação dos esporos (ver o texto adiante e a Fig. 12.10). Entretanto, as estruturas reprodutoras e o processo reprodutivo são muito diferentes entre zigomicetos e ascomicetos.

*N.T.: A colocação dos autores pode levar o estudante a imaginar que o asco é uma estrutura de reprodução sexuada. Na realidade o asco é uma célula especializada de reprodução assexuada dos ascomicetos, que é formada logo após e como conseqüência da reprodução sexuada. Sua extrema proximidade com o processo de reprodução sexuada faz com que os autores evitem chamá-lo de esporângio, embora as células produzidas em seu interior sejam consideradas por todos como esporos (ascosporos).

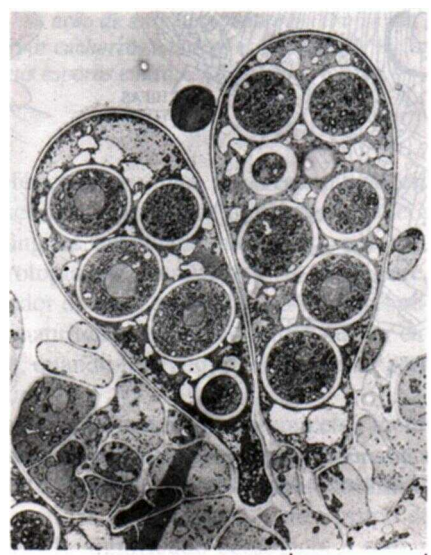


(a)

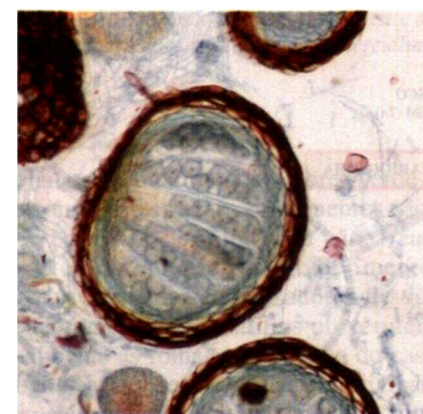


(b)

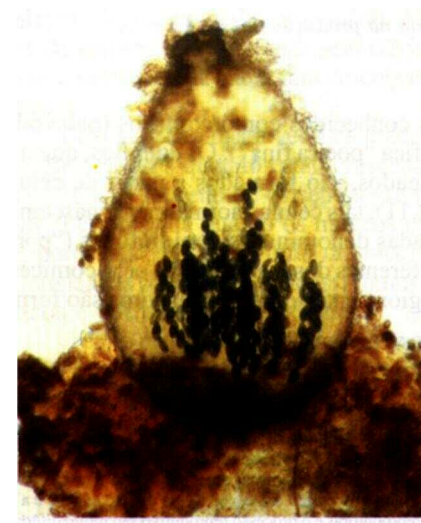
12.11
Os conídios são os esporos assexuados característicos dos ascomicetos; eles são comumente multinucleados. Nessas elétron-micrografias, são mostradas várias fases na formação de conídios em Nomuraea rileyi, *que infecta a lagarta do feijão. (a)* Eletromicrografia *de varredura de conídios em várias etapas de desenvolvimento. (b) Fotomicrografia de conídios. Nessa espécie, novos conídios são produzidos na base da cadeia.*



(a) 10 μm



(b) 50 μm



(c) 100 μm

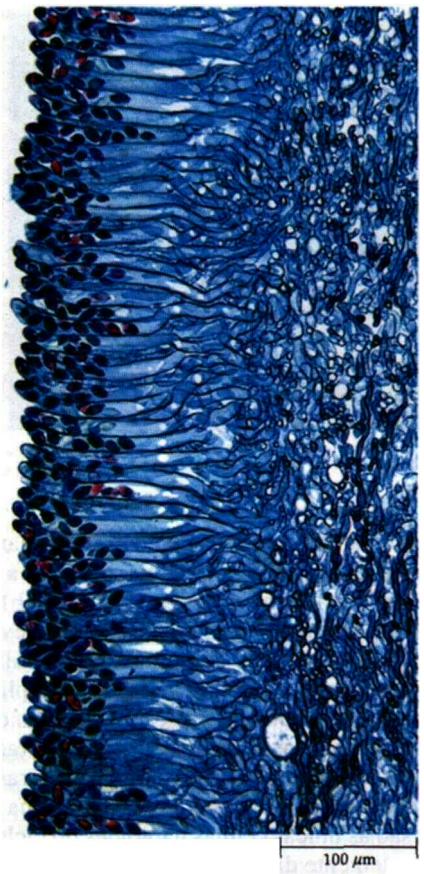
12.12
(a) Elétron-micrografia mostrando dois ascos de Ascodesmis nigricans *com ascosporos em diferenciação. (b) Ascoma de* Erysiphe aggregata, *mostrando ascos e ascosporos no seu interior. Este tipo de ascoma, completamente fechado, é chamado cleistotécio. (c) Um ascoma de* Coniochaeta, *mostrando ascos e ascosporos no seu interior. Note o pequeno poro no seu ápice. Este tipo de ascoma, com uma pequena abertura, é chamado peritécio.*

a forma aproximada de uma xícara (um apotécio; ver Fig. 12.9b), fechado e esférico (um cleistotécio; Fig. 12.12b), ou entre esférico e a forma de uma pêra com um pequeno poro através do qual os ascosporos são liberados (um peritécio; Fig. 12.12c). Os ascos normalmente se desenvolvem na superfície interior do ascoma. A camada de ascos é usualmente chamada de **himênio**, ou camada himenial* (Fig. 12.13).

No ciclo de vida de um ascomiceto (ver Fig. 12.10, canto superior esquerdo), o micélio é iniciado com a germinação de um ascosporo num substrato adequado. Logo a seguir, o micélio começa a se reproduzir assexuadamente pela formação de conidióforos. Muitos lotes de conídios são produzidos durante a fase de crescimento, e o conídio é o principal responsável pela reprodução do fungo.

A reprodução sexuada, envolvendo a formação do asco, ocorre no mesmo micélio que produz os conídios; ela é precedida pela formação de gametângios multinucleados chamados anterídios e ascogônios. Os núcleos masculinos do **anterídio** alcançam o **ascogônio** através da **tricógine,** que é um ramo do ascogônio. Nessa hora ocorreu, portanto, a **plasmogamia**, ou seja, a fusão dos protoplastos. Os núcleos masculinos se pareiam, então, com os núcleos femininos geneticamente diferentes deles dentro do citoplasma comum, mas *não se fundem ainda*. As **hifas ascógenas** começam agora a crescer para fora do ascogônio. Conforme estas hifas especiais se desenvolvem, os pares de núcleos compatíveis migram para dentro delas. A divisão celular nas hifas ascógenas que estão se formando ocorre de uma maneira tal que as células resultantes são invariavelmente **dicarióticas** (contêm dois núcleos haplóides compatíveis) e nunca **monocarióticas** (contêm apenas um núcleo cada uma).

Os ascos se formam na ponta de hifas ascógenas dicarióticas. A célula apical da hifa dicariótica cresce até formar um gancho, ou ***crozier***. Nessa célula recurvada, os dois núcleos se dividem de um modo tal que as fibras de seus fusos de divisão ficam paralelas. Dois dos núcleos-filhos ficam próximos na ponta do gancho, um dos outros dois núcleos fica perto da ponta da hifa, e o outro está perto do septo basal do gancho. Dois septos são então formados; eles dividem o gancho em três células, das quais a do meio se transforma no asco. É nesta célula do meio que a **cariogamia** ocorre: os dois núcleos se fundem para formar um núcleo diplóide (zigoto), o único núcleo diplóide no ciclo de vida dos ascomicetos (com exceção dos ciclos parassexuais discutidos mais adiante). Logo depois da cariogamia, o asco jovem começa a se alongar. O núcleo diplóide passa então por uma meiose, que geralmente é seguida por uma divisão mitótica, produzindo um asco com oito esporos. Estes núcleos haplóides são então isolados em frações do citoplasma para formar ascosporos. Na maioria dos ascomicetos os ascos se tornam túrgidos na maturidade e finalmente estouram, liberando seus ascosporos de maneira explosiva, diretamente no ar nas espécies que produzem apotécios e em algumas das que formam peritécios. Os ascosporos são geralmente atirados a uma distância de cerca de dois centímetros do asco, mas algumas espécies os jogam até 30 centímetros de distância. Isso inicia sua propagação pelo ar.



12.13
Secção corada do himênio de uma morchela (Morchella sp.), *mostrando ascos com ascosporos.*

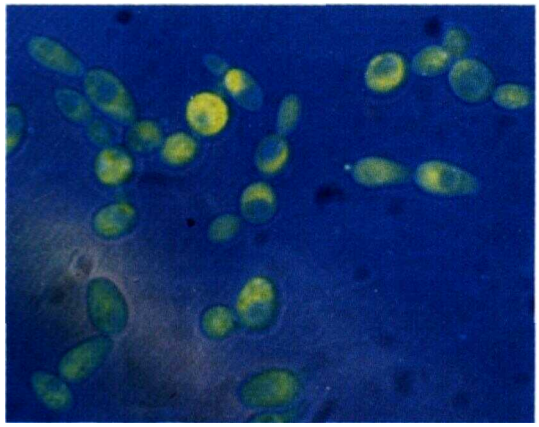
Ascomicetos Unicelulares: As Leveduras

Leveduras são, em primeiro lugar, unicelulares; de fato, o termo é geralmente aplicado a fungos com forma de crescimento unicelular. Há pelo menos 60 gêneros de leveduras, com aproximadamente 500 espécies conhecidas. A forma de crescimento unicelular característico das leveduras ocorre em alguns membros de todas as três divisões dos fungos, mas muitos dos organismos que nós chamamos leveduras, incluindo aqueles de grande importância econômica, são ascomicetos. Pelo menos 1/4 dos gêneros de leveduras, no entanto, são basidiomicetos, membros da terceira divisão dos fungos, que discutiremos mais adiante.

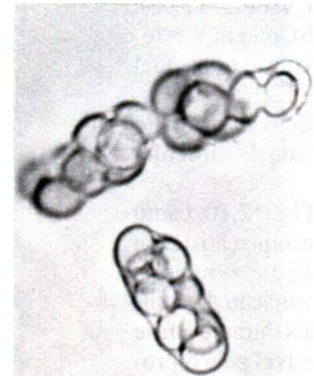
As leveduras se reproduzem por muitos mecanismos diferentes, cada um deles produzindo uma nova célula-filha. Algumas formas de brotamento são muito comuns (Fig. 12.14a); assim, cada célula da levedura pode ser considerada como uma célula conidiogênica. Algumas espécies de leveduras são capazes de assumir crescimento micelial sob condições ambientais adequadas. Muitas, patogênicas aos animais, crescem como leveduras à temperatura do corpo, exibindo crescimento da hifa à baixa temperatura, quando funcionam como sapróbias. Outras leveduras permanecem unicelulares sob quaisquer condições.

Algumas leveduras multiplicam-se vegetativamente somente na condição haplóide; às vezes, células vegetativas mor-

*N.T.: Os ascos se desenvolvem entre hifas estéreis que podem ser **paráfises, pseudoparáfises, parafisóides, perífises,** ou **perifisóides**; o conjunto dessas hifas é denominada **hamatécio**. O termo "himênio", na realidade, refere-se ao conjunto ascos + hamatécio (Fig. 12.10).



(a)



(b) 10 μm

12.14
Leveduras. (a) Brotamento em Saccharomyces cerevisiae, *levedura utilizada na fabricação de pães. (b) Ascos e ascosporos em* Schizosaccharomyces octosporus.

fologicamente não diferenciadas podem funcionar como gametas, unindo-se para formar uma célula diplóide, a **célula de fusão**, a qual funciona como um asco (Fig. 12.14b). Tal ciclo de vida é predominantemente haplóide. Em outras leveduras, como a conhecida *Saccharomyces cerevisiae*, que é utilizada para fazer pão, vinho e cerveja, a célula de fusão multiplica-se assexuadamente para formar uma população de células diplóides, que depois passa por meiose. Tais leveduras têm gerações multiplicativas haplóides e diplóides. Em outras leveduras, os ascosporos fundem-se aos pares imediatamente após sua formação; os ascosporos são as únicas células haplóides do ciclo de vida, que é predominantemente diplóide.

Leveduras são importantes para o homem por causa de suas propriedades de fermentar carboidratos, quebrando a glicose para produzir álcool etílico e dióxido de carbono. Assim, as leveduras são utilizadas pelos vinicultores como fonte de etanol, pelos panificadores como fonte de dióxido de carbono e pelos cervejeiros como fonte de ambas as substâncias. Muitas linhagens úteis foram desenvolvidas por cruzamento e seleção; técnicas de engenharia genética estão sendo usadas acrescentando genes benéficos de outros organismos para melhorar o desempenho dessas linhagens. Na moderna vinicultura, linhagens puras de leveduras são adicionadas a suco de uva relativamente esterilizado; historicamente, e mesmo agora em muitas partes do mundo, leveduras selvagens que estão presentes nas uvas são usadas para produzir vinho (ver Fig. 6.16). Os sabores dos vinhos provêm diretamente das uvas, mas muitos têm origem na ação direta das leveduras. Nas cervejarias, o meio é esterilizado pelo calor antes da fermentação, e culturas puras de leveduras são adicionadas. Como mencionado anteriormente, a maioria das leveduras importantes para a produção de vinho, cidra, saquê e cerveja constitui linhagens de uma única espécie, *Saccharomyces cerevisiae*, ainda que outras espécies possam atuar. Muitas cervejas amargas, por exemplo, são feitas usando *S. carlsbergensis*. *Saccharomyces cerevisiae* é agora praticamente a única espécie usada para panificação (Fig. 12.14). Algumas espécies de leveduras são importantes patógenos do homem, causando sapinho e criptococose, esta última causada por um basidiomiceto que cresce sob a forma de levedura quando no organismo humano.

As leveduras, especialmente *S. cerevisiae*, tornaram-se organismos de laboratório importantes para pesquisa genética. Como *Escherichia coli* entre as bactérias, essa levedura tornou-se o organismo de escolha para estudos de metabolismo, genética, desenvolvimento de eucariontes e estudo dos cromossomos. No futuro, esses conhecimentos detalhados, juntamente com a fácil manipulação genética das leveduras, que crescem em meios definidos, sem dúvida aumentarão grandemente a importância desses organismos nas investigações científicas e aplicações industriais.

Deuteromycota

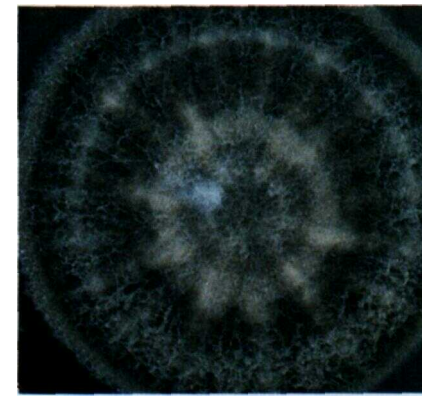
Deuteromicetos, ou fungos conidiais, é um conjunto heterogêneo de cerca de 17.000 espécies distintas nas quais a reprodução sexuada não é conhecida ou não utilizada como base de classificação (Figs. 12.15 e 12.16). Eles são referidos freqüentemente como "Fungos Imperfeitos" e são assim considerados pela ausência de estágio sexuado; mas o fato é que muitos deles são abundantes e bem-sucedidos — assim o termo "imperfeito" é um tanto errôneo.

O estágio assexuado do ciclo de vida de um fungo, isto é, o **anamorfo**, é o único conhecido para a maioria dos deuteromicetos. Em alguns desses fungos classificados como deuteromicetos, o **teleomorfo**, ou estágio sexuado do seu ciclo de vida, aparentemente perdeu-se no curso da evolução; em outros, esta fase ainda não foi descoberta; e ainda em outros, simplesmente não é utilizada como base principal da classificação por exibirem características muito próximas às de outros deuteromicetos. Assim, para muitas espécies dos gêneros *Aspergillus* e *Penicillium*, o teleomorfo é conhecido, mas as espécies ainda são comumente identificadas como membros desses gêneros em função de suas semelhanças com os mesmos. É por todas essas razões que os micologistas consideram os deuteromicetos uma miscelânea de fungos, não equivalente às três divisões tratadas.

Com base nas características mencionadas, a maioria dos deuteromicetos são ascomicetos; eles se reproduzem assexuadamente por intermédio de conídios. Poucos são basidiomicetos ou zigomicetos, os primeiros exibindo septos e *clamp connections* característicos (ver Fig. 12.28). Novas técnicas moleculares estão agora complementando dados morfológicos tradicionais na elucidação das relações entre determinados deuteromicetos e suas formas teleomórficas.

Muitos fungos exibem o fenômeno da **heterocariose**, na qual núcleos geneticamente diferentes ocorrem juntos num citoplasma comum. Os núcleos podem diferenciar-se um do outro por mutação ou pela fusão de hifas geneticamente distintas. Desde que núcleos geneticamente diferentes podem ocorrer, em dife-

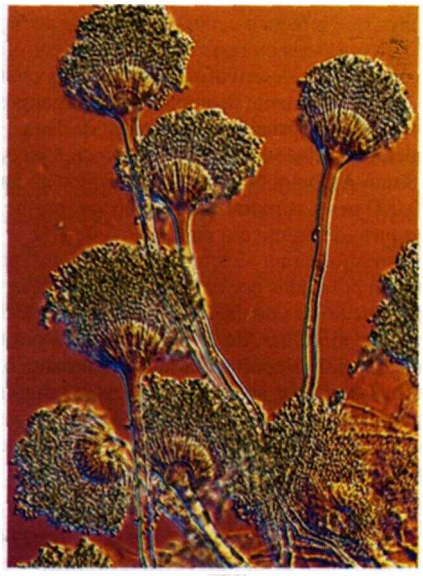
(a)



(b)

12.15
Penicillium *e* Aspergillus — *dois gêneros comuns de Deuteromycota.* (a) *Cultura de* Penicillium notatum, *fungo produtor da penicilina, mostrando a cor característica produzida durante o crescimento e desenvolvimento dos esporos (conídios).* (b) *Cultura de* Aspergillus fumigatus, *fungo causador de doenças respiratórias no homem. Note o padrão de crescimento concêntrico originado por intervalos sucessivos de produção de esporos (conídios).*

(a)



(b)

12.16
As células conidiogênicas e os conidióforos dos deuteromicetos são usados na classificação. (a) Penicillium *(em forma de pincel) e* (b) Aspergillus *(grupo compacto originado no ápice alargado dos conidióforos). Note as longas cadeias de pequenos conídios secos.*

rentes proporções, nas diversas partes do micélio, esses setores podem ter propriedades diferentes.

Nos deuteromicetos, núcleos haplóides geneticamente diferentes ocasionalmente se fundem. No núcleo diplóide os cromossomos podem associar-se e haver recombinação, seguindo-se então a formação de novos núcleos haplóides. Esse fenômeno, que é conhecido como **parassexualidade**, foi descoberto em *Aspergillus nidulans*, um deuteromiceto. Dentro da hifa deste fungo comum há, em média, um núcleo diplóide para 1.000 haplóides. O ciclo parassexual é característico dos deuteromicetos, aumentando consideravelmente sua flexibilidade genética e evolutiva.

Entre os deuteromicetos há muitos de grande importância econômica. Por exemplo, alguns dos mais importantes fitopatógenos são membros desse grupo artificial. As **antracnoses**, doenças que causam lesões pretas nas plantas, são produzidas por membros desse grupo. Por exemplo, uma doença fatal na espécie *Cornus florida*, detectada numa vasta área da parte oriental dos EUA no final de 1980, é causada por um deuteromiceto do gênero *Discula*.

Outros membros do grupo produzem efeitos que são valorizados pelo homem. Por exemplo, certos membros do gênero *Penicillium* dão aos queijos a aparência, sabor, odor e textura altamente apreciadas pelos *gourmets*. Um deles, *P. roquefortii*, foi encontrado primeiro em cavernas na vila francesa de Roquefort. Diz a lenda que um garoto deixou seu lanche, um pedaço de queijo fresco e macio, numa dessas cavernas e, ao retornar algumas semanas depois, o encontrou ácido, perfumado e com veios azulados. Somente queijos oriundos dessa região têm permissão de utilizar o nome Roquefort, ainda que haja muitos outros queijos referidos como "azuis" — *danish, stilton* e *gorgonzola* — que são curados pelo mesmo fungo. Outra espécie de *Penicillium*, *P. camembertii*, dá aos queijos *camembert* e *brie* as suas qualidades especiais.

No Oriente, uma pasta (miso) é produzida por fermentação da soja com *Aspergillus oryzae*; molho de soja (*shoyu*) também é o resultado da fermentação dos grãos com uma mistura de *A. oryzae* e *A. soyae*, embora bactérias produtoras de ácido lático estejam também ativamente envolvidas na produção. (*Tofu* e *tempeh*, alimentos ricos em proteína muito utilizados na Ásia tropical, são produzidos pela fermentação da soja com espécies de *Mucor* e *Rhizopus*, respectivamente; esses fungos são

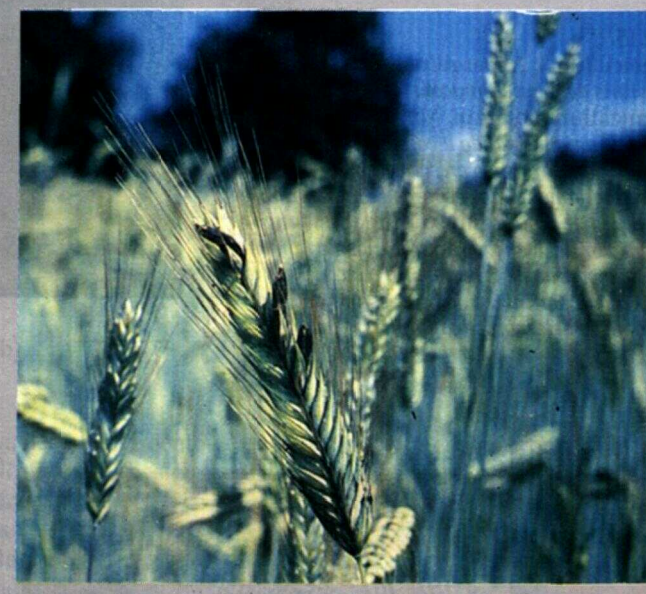
De Patógenos a Simbiontes: Fungos Endofíticos

As folhas e os caules das plantas são freqüentemente colonizados por hifas de fungos: tais fungos são chamados **endofíticos**, um termo geral utilizado para uma planta ou um fungo que cresce dentro de plantas. Embora alguns endofíticos causem sintomas de doenças nas plantas que habitam, outros não produzem tais efeitos. Em vez disso, eles protegem as plantas hospedeiras de seus inimigos naturais: herbívoros e, em alguns casos, microrganismos patogênicos.

Em muitas espécies de grama, fungos endofíticos colonizam as flores do hospedeiro e proliferam nas sementes; eventualmente, as hifas se desenvolvem internamente nos caules e folhas das plantas adultas crescendo entre as células do hospedeiro. Um bom exemplo de tal relação é proporcionado pela grama *Festuca arundinacea*, que cobre mais de 15.000 km^2 (35 milhões de acres) de gramados, campos e pastagens especialmente no leste e meio-oeste dos EUA. Essa gramínea, quando livre do fungo, fornece boa forragem para os animais domésticos, mas o gado, alimentando-se de plantas infectadas, torna-se letárgico, cessando a pastagem, freqüentemente curvando-se e ofegando excessivamente. Se os animais não são removidos para outra pastagem tornam-se febris, ganham peso muito vagarosamente, produzem pouco leite, apresentam dificuldade em procriar, desenvolvem gangrena e eventualmente morrem. A alternativa é abatê-los antes que percam todo seu valor comercial. Na década de 70, cientistas da Universidade de Kentucky descobriram que esses sintomas estavam associados com o ascomiceto endofítico *Sphacelia typhina*. Com relação aos fungos endofíticos, que são comuns em gramas, o hospedeiro ganha proteção contra seus inimigos (incluindo, infelizmente para nós, o gado!) e o fungo obtém todas suas necessidades nutricionais provenientes da planta. Efeitos nocivos sobre os herbívoros ocorrem porque os fungos produzem alcalóides — compostos nitrogenados amargos, abundantes em algumas plantas — os quais têm efeitos fisiológicos sobre os seres humanos e os animais (ver Cap. 19).

O gado pode distinguir as gramíneas infestadas das não infestadas escolhendo essas últimas. Se apenas plantas infestadas estão disponíveis, o gado as comerá, mesmo em baixa quantidade, para evitar a fome. *Festuca arundinacea* colonizada por *Sphacelia* parece ser mais resistente ao ataque de insetos e outros invertebrados herbívoros do que plantas não colonizadas. Desde que aquelas crescem mais vigorosamente do que estas plantas infestadas, são extremamente difíceis de eliminar uma vez estabelecidas nas pastagens. Isto coloca um problema importante: apenas no sudeste dos EUA a perda anual em gado, devida a este fungo, chega a 500 milhões de dólares.

Fungos endofíticos que colonizam outras plantas não são transmitidos através das sementes dos hospedeiros; seus esporos são transportados de planta para planta pelo vento ou por insetos. Como os endofíticos de gramíneas, esses fungos também protegem seus hospedeiros do ataque de insetos, microrganismos e dos animais pastadores, ocorrendo em muitas plantas. Em muitas dessas relações, os fungos podem infectar somente partes vegetativas do hospedeiro e permanecer metabolicamente inativos por longos períodos; se os tecidos das plantas são danificados por herbívoros, os fungos crescem rapidamente e produzem toxinas. Estas protegem tanto a planta como favorecem o crescimento do fungo em outras partes do hospedeiro. Milhares de espécies de fungos podem estar envolvidos nessa relação, quase todos ascomicetos. As vantagens seletivas de tais associações para ambos, fungos e plantas, são evidentes, e é assunto para se indagar como os fitopatógenos transformaram-se em membros de uma associação mutualista simbiótica benéfica em várias ocasiões.



Claviceps purpurea, *o qual causa a doença na planta conhecida como* ergot, *é aqui visto crescendo sobre o centeio* (Secale cereale).

Alguns dos alcalóides produzidos por outro fungo, *Claviceps purpurea*, que infecta o centeio (*Secale cereale*) e outras gramíneas, são idênticos àqueles produzidos por *Sphacelia*. O fungo que infecta o centeio causa uma doença chamada *ergot* *. As pessoas ou os animais domésticos que comem os grãos infectados desenvolvem uma doença chamada ergotismo, que é freqüentemente acompanhada por gangrena, espasmos nervosos, visões psicóticas e convulsões. Esta doença foi freqüente na Idade Média, quando ficou conhecida como Fogo de Santo Antônio. Num surto epidêmico no ano de 994, mais de 40.000 pessoas morreram. Em época recente, 1951, houve um surto de ergotismo numa pequena vila francesa e 30 pessoas tornaram-se temporariamente insanas, acreditando estarem possuídas por demônios; cinco delas morreram. Alguns alcalóides do *ergot* têm a propriedade de aumentar a contração muscular, tendo sido utilizados por mais de 400 anos para acelerar as contrações uterinas durante o parto; outros dilatam os vasos abaixando a pressão sanguínea, sendo utilizados no tratamento da enxaqueca. Por causa dessas propriedades médicas úteis, esforços estão sendo feitos para obtenção de linhagens de *C. purpurea* e de seu cultivo comercial.

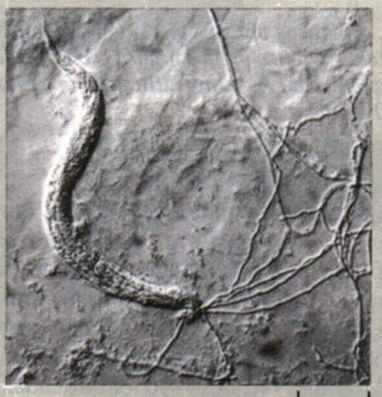
*N.T.: Palavra francesa; doença conhecida também como esporão do centeio.

Fungos Predadores

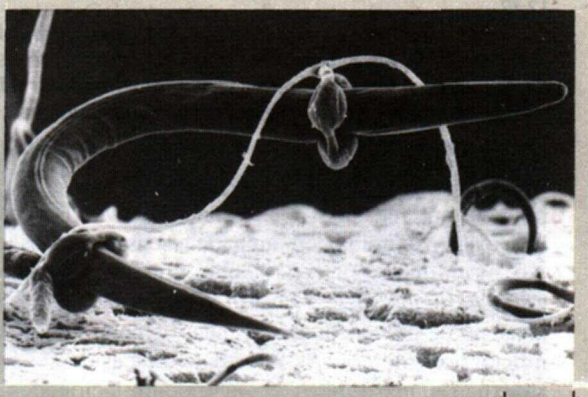
Entre os fungos mais especializados estão os predadores; eles desenvolveram mecanismos para capturar pequenos animais que utilizam como alimento. Fungos microscópicos com tais hábitos são conhecidos há tempos, porém, recentemente, descobriu-se que algumas espécies de fungos com lamelas também capturam e consomem nematóides (pequenos vermes). O basidiomiceto *Pleurotus ostreatus*, por exemplo, cresce em madeira em decomposição (a, b). Suas hifas secretam uma substância que anestesia os nematóides, após o que envolvem seus corpos e há a penetração; o fungo aparentemente os utiliza como fonte de nitrogênio, suplementando, assim, o baixo nível desse elemento presente na madeira.

Alguns deuteromicetos microscópicos secretam na superfície de suas hifas uma substância pegajosa fazendo com que protozoários, rotíferos, pequenos insetos e outros animais fiquem aderidos (c). Mais de 50 espécies desse grupo capturam nematóides. Na presença desses pequenos vermes, hifas circulares são produzidas, as quais se dilatam rapidamente, fechando a abertura central como um nó quando o nematóide raspa sua superfície interna. Presumivelmente, o estímulo na parede celular aumenta a quantidade de material osmoticamente ativo na célula, causando a entrada de água nesta e o aumento de sua pressão de turgescência; a parede externa então se fende e a interna se expande, fechando a armadilha.

(a)



(b) 50 μm



(c) 20 μm

(a) Pleurotus ostreatus. (b) Hifas de P. ostreatus, as quais produzem uma substância anestésica, convergindo para a boca de um nematóide imobilizado. (c) O deuteromiceto Arthrobotrys dactyloides aprisionou um nematóide. Cada armadilha consiste em hifas circulares compostas por três células que, quando estimuladas, alargam-se rapidamente cerca de três vêzes seu tamanho original em 0,1 segundo, estrangulando o nematóide. Uma vez o animal preso, as hifas penetram em seu corpo, digerindo-o.

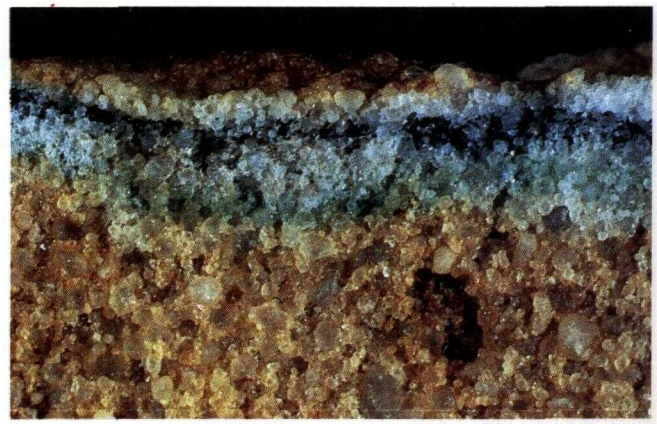
zigomicetos.) *Aspergillus oryzae* é também importante nos passos iniciais da fermentação do saquê, a tradicional bebida alcoólica do Japão; a levedura *Saccharomyces cerevisiae* é importante no processo final. O ácido cítrico é produzido comercialmente em grandes quantidades a partir de colônias de *Aspergillus* que crescem sob condições ácidas muito fortes.

Antibióticos são substâncias produzidas por um organismo vivo, as quais inibem o crescimento de outros organismos vivos (tais como bactérias) e assim podem ser úteis para a terapêutica humana e outros seres. Muitos antibióticos importantes são produzidos por deuteromicetos. O primeiro antibiótico foi descoberto por *Sir* Alexander Fleming que notou, em 1928, que uma linhagem de *Penicillium*, contaminante de uma cultura de *Staphylococcus*, crescendo em uma placa de ágar nutriente, havia inibido o crescimento da bactéria. Dez anos mais tarde, Howard Florey e seus associados na Universidade de Oxford purificaram a penicilina e foram aos EUA para produzi-la em larga escala. A demanda durante a Segunda Guerra Mundial foi tão grande que a produção de penicilina cresceu de alguns milhões de unidades por mês em 1942 para mais de 700 bilhões em 1945. A penicilina tem ação numa grande variedade de doenças causadas por bactérias Gram-positivas, incluindo pneumonia, escarlatina, sífilis, gonorréia, difteria e febre reumática. Muitas substâncias que nós usamos como antibióticos seguramente têm um papel ecológico importante na natureza, permitindo aos organismos que os produzem competir com outros.

Nem todas as substâncias produzidas pelos deuteromicetos são úteis para nós. Por exemplo, os tricotecenos, que são produzidos por vários gêneros desse grupo, são inibidores potentes da síntese protéica nos eucariontes, suspeitando-se que tenham sido utilizados como agentes de guerra biológica. Um outro grupo de substâncias tóxicas, as aflatoxinas, potentes agentes causadores de câncer no fígado do homem, são metabólitos secundários produzidos por linhagens de *Aspergillus flavus* e *A. parasiticus*. Esses fungos, com freqüência, crescem em alimentos estocados, especialmente milho, trigo e amendoim; nos países tropicais estima-se que 25% dos alimentos estejam contaminados por essa substância.

Em anos recentes as aflatoxinas foram verificadas nas colheitas de milho nos EUA, a despeito de todos os esforços para detectar e destruir o milho contaminado. As condições de seca em 1988 foram favoráveis para o crescimento do fungo, e o Departamento de Agricultura dos EUA bloqueou a exportação de mais de 32 milhões de galões de milho nos primeiros quatro meses daquele ano.

(a)



(b)

12.17
(a) *Nesta região seca e aparentemente sem vida da Antártida, os liquens vivem logo abaixo da superfície exposta do arenito.* (b) *Na rocha quebrada, as faixas coloridas são zonas biologicamente distintas. As zonas preta e branca são formadas por um líquen, enquanto que a zona verde inferior é formada de uma alga verde unicelular não liquenizada. As temperaturas do ar nesta região da Antártida sobem até quase o ponto de congelamento no verão e provavelmente caem a −60°C no inverno.*

Métodos aperfeiçoados estão sendo desenvolvidos para ajudar na localização do milho contaminado e seus derivados.

Um outro grupo de deuteromicetos, os dermatófitos (do grego *dermatos*, pele + *phyton*, planta), são os causadores de tinhas, pé-de-atleta e outras doenças de pele. Tais doenças predominam nos trópicos. As fases patogênicas desses fungos são as assexuadas, mas muitos são agora correlacionados aos ascomicetos; no entanto, continuam a ser identificados com base nas características assexuadas. O pé-de-atleta se espalha sob condições de calor e umidade e comumente desaparece se a pessoa trocar suas botas e sapatos por sandálias e mantiver seus pés secos. Embora haja ao redor de 2 milhões de bactérias por cm^2 na sola do pé, compartilhando com os dermatófitos os nutrientes disponíveis, os fungos competem com elas porque crescem diretamente dentro das células epidérmicas e também as envenenam com os antibióticos que produzem. Os dermatófitos são muito mais ativos na metabolização da queratina, proteína dura e fibrosa que reveste as células epidérmicas. Eventualmente, no entanto, as bactérias podem desenvolver linhagens resistentes e proliferar, causando graves infecções. Durante a Segunda Guerra Mundial, muitos soldados voltaram do sul do Pacífico por causa das infecções de pele sobre os ferimentos de guerra. Alguns fungos estão associados a determinadas doenças; um deles, *Candida albicans*, que exibe forma leveduriforme sob certas condições, causa afta e outras infecções nas mucosas.

Recentemente, as doenças causadas por fungos aumentaram e estão agora sendo melhor diagnosticadas nos seres humanos. Milhares de esporos são inalados por nós diariamente, e até pouco tempo atrás a maioria deles não causava problemas. Desde a década de 50, no entanto, muitas drogas rotineiramente utilizadas para evitar a rejeição de órgãos transplantados, as utilizadas nas quimioterapias, bem como muitos esteróides e outros medicamentos, resultaram numa grande quantidade de indivíduos com o sistema imunológico parcial ou quase completamente danificado, os quais não podem ter infecções. Pessoas com AIDS estão sujeitas ao ataque de fungos oportunistas pela mesma razão.

A partir de 1980, pelo menos 100 fungos não relacionados com doenças humanas foram identificados como patogênicos, isolados de pessoas com o sistema imunológico afetado. Por exemplo, *Fusarium oxysporum*, fungo comum e patógeno às plantas, infectou e destruiu os pulmões de 12 pacientes. *Aspergillus flavus* produz uma enzima que digere tecidos internos criando cavidades que logo são ocupadas por grande quantidade de micélio. Pelo menos uma dúzia de novas doenças causadas por fungos são identificadas a cada ano, necessitando-se intensificação de pesquisas para controlá-las. A busca urgente por novos antibióticos precisa ser incentivada.

Liquens

Liquens são associações simbióticas mutualistas entre ascomicetos e certos gêneros de algas verdes ou de cianobactérias. Os membros fotossintetizantes dessa associação provêem os necessários compostos carbônicos ricos em energia para ambos os simbiontes e são protegidos dos extremos de variação ambiental pelos simbiontes fúngicos* que lhes repassam os nutrientes minerais que os alcançam, provenientes do ambiente externo. Por causa desse relacionamento simbiótico, liquens são capazes de viver em alguns dos mais inóspitos ambientes da Terra (Fig. 12.17). Fungos liquênicos constituem cerca de 13.500 espécies de aparência diferente das quase 30.000 conhecidas de ascomicetos.** Aproximadamente 40 gêneros de organismos fotossintetizantes são encontrados em combinação com esses ascomicetos. Os mais freqüentes são as algas verdes *Trebouxia, Pseudotrebouxia* e *Trentepohlia*, e a cianobactéria *Nostoc*, sendo que cerca de 90% de todos os liquens têm um desses quatro gêneros como seu componente fotossintetizante. Uns poucos liquens incorporam ao mesmo tempo uma alga verde e uma cianobactéria.***

Liquens são extremamente dispersos na natureza. Eles ocorrem nas regiões desérticas do Ártico, nos solos nus, em troncos de

*N.T.: Os fungos participantes dos liquens são chamados de **micobiontes** e as algas e as cianobactérias, de **fotobiontes**.
**N.T.: Essas 13.500 espécies fazem parte daquelas 30.000; assim, os fungos liquenizados constituem cerca de 46% dos ascomicetos. O texto original não transmite essa idéia.
***N.T.: Nunca misturadas, e sim ocupando partes diferentes no mesmo talo.

12.18
Um líquen crostoso, Caloplaca saxicola, *crescendo numa superfície rochosa nua na Califórnia central.*

(a) (b) (c)

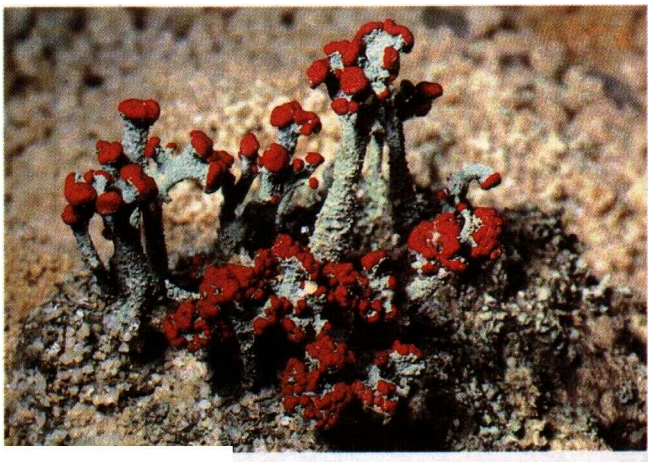
12.19
(a) Liquens crostosos e folhosos crescendo na lápide de Roland Thaxter (1858-1932), renomado micólogo da Universidade de Harvard. (b) Parmelia perforata, *um líquen folhoso crescendo ao redor de um ninho de beija-flor num galho de árvore morta no Mississipi.* (c) *Barba-de-velho (*Usnea hirta*), um líquen penduloso que ocorre freqüentemente em grandes populações sobre ramos de árvores. Embora superficialmente semelhante a* Usnea *e também ocupe um nicho ecológico parecido, a falsa barba-de-velho ("Spanish moss", em inglês), que é comum por todo o sudeste dos EUA, não é um líquen, mas uma planta produtora de flores — um membro da família do abacaxi (Bromeliaceae).*

árvores, em rochas aquecidas pelo sol, em mourões de cerca e nos picos alpinos castigados pelo vento, em todo o mundo (Figs. 12.18 a 12.20). Alguns liquens são tão pequenos que mal podem ser vistos a olho nu; outros, como os "*reindeer mosses*",* podem cobrir quilômetros de terra crescendo até a altura dos tornozelos. Uma espécie, *Verrucaria serpuloides*, é um líquen marinho constantemente submerso. Liquens são freqüentemente os primeiros colonizadores de áreas recém-expostas. Na Antártida existem mais de 350 espécies de liquens (ver Fig. 12.17) mas apenas duas de plantas vasculares; sete espécies de liquens ocorrem mesmo dentro do círculo de 4° do Pólo Sul! As atividades de início de formação do solo, desenvolvidas pelos liquens, iniciam a sucessão biológica (ver Cap. 29) nessas áreas. Aqueles liquens nos quais o simbionte fotossintetizante principal ou secundário é uma cianobactéria são de especial importância devido ao fato de também contribuírem para a adição de nitrogênio ao solo; tais liquens são os principais responsáveis pelo suprimento de nitrogênio em muitas regiões.

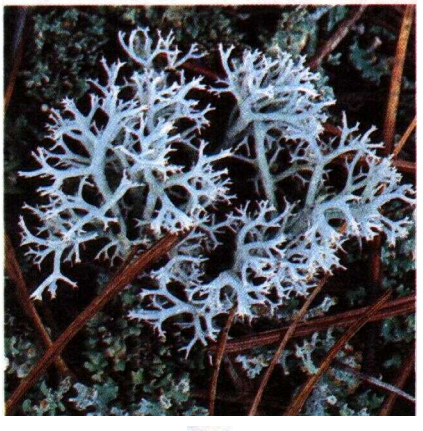
As cores dos liquens variam do branco ao negro, passando por tonalidades de vermelho, laranja, marrom, amarelo e verde.

*N.T.: Literalmente "musgo das renas". Não existe, em português, nome popular para esse tipo de líquen, embora ele seja comum em várias partes do Brasil. Trata-se de grandes exemplares dos gêneros *Cladonia* e *Cladina*. É muito comum que nomes populares de liquens, em inglês, se utilizem do termo "*moss*", que significa musgo.

(a)



(b)



(c)

12.20
Vários liquens fruticosos. (a) Teloschistes chrysophthalmus. (b) Cladonia cristatella, *de 1 a 2 centímetros de altura.* (c) Cladonia subtenuis, *comumente chamada de "reindeer moss". Liquens deste tipo, que são abundantes no Ártico, concentraram substâncias radioativas após testes nucleares atmosféricos. As renas que se alimentaram desses liquens concentraram essas substâncias ainda mais e as passaram aos seres humanos e outros animais que consumiram sua carne ou seus produtos, principalmente leite e queijo.*

Esses organismos contêm muitos compostos químicos incomuns. Muitos liquens são utilizados como fontes de corantes; por exemplo, antigamente a cor característica do "*tweed* Harris"* era resultado do tratamento da lã com um corante liquênico. Muitos liquens também têm sido utilizados como medicamentos, bases fixadoras de perfumes ou fontes de alimento de menor importância.

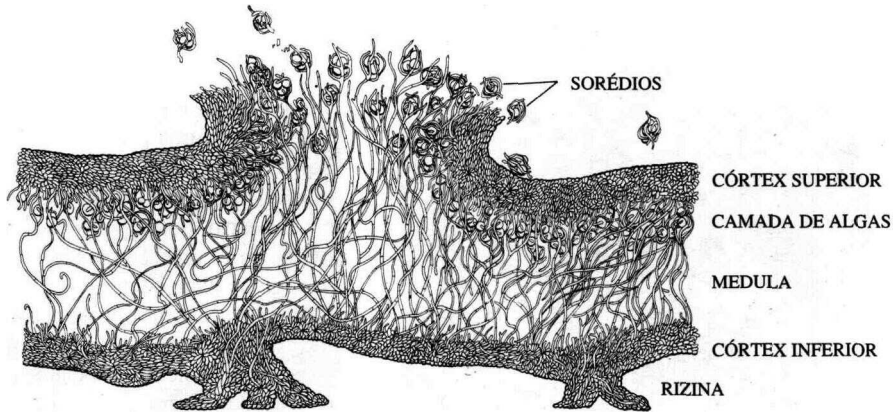
Há bastante tempo os liquens vêm sendo alvo de investigações biológicas por causa da intrigante natureza dessa associação entre um fungo e uma alga ou cianobactéria que vive dentro dele. Na associação, o fungo aparentemente tem o papel principal em determinar a forma do líquen. Entretanto, recentemente tem sido demonstrado que um único fungo, quando associado a diferentes tipos de algas, pode produzir indivíduos morfologicamente diferentes entre si e que têm sido tradicionalmente colocados em gêneros diferentes.** A maioria das algas e das cianobactérias liquênicas também ocorrem livres na natureza, enquanto que o fungo é normalmente encontrado apenas em liquens.

*N.T.: Tipo de tecido de lã macio com fios de cores diferentes.
**N.T.: Esses resultados não são experimentais; são provenientes da observação de campo e estudos anatômicos. Nos poucos casos conhecidos, um fungo liquênico pode ora se associar a uma alga verde, ora a uma cianobactéria. Essas formas são normalmente consideradas espécies diferentes do mesmo gênero. O texto original parece sugerir, erroneamente, que um fungo pode se associar a várias algas e que esse é um fato comum.

Liquens normalmente se reproduzem por simples fragmentação, ou pela produção de propágulos pulverulentos especiais denominados **sorédios** (Fig. 12.21), ou por pequenas projeções do talo conhecidas como **isídios**. Fragmentos, sorédios e isídios contêm tanto hifas do fungo como algas ou cianobactérias; eles atuam como unidades de dispersão que têm a função de estabelecer o líquen em novas localidades. O fungo do líquen também pode formar ascomas, que são em tudo semelhantes aos dos outros ascomicetos, exceto que, nos liquens, os ascomas podem ser duradouros e produzir esporos vagarosa porém continuamente, por vários anos. Estes esporos formam novos liquens quando germinam em contato com a alga verde ou com a cianobactéria apropriada.

Biologia dos Liquens

Como os liquens conseguem sobreviver em condições de vida tão adversas que eliminam qualquer outra forma de vida? Anteriormente chegou-se a pensar que o segredo do sucesso dos liquens era que o fungo protegia a alga ou cianobactéria da dessecação. Atualmente, parece que um dos principais motivos da sobrevivência dos liquens é o fato de que eles dessecam muito rapidamente. Os liquens estão freqüentemente muito dessecados na natureza, com um conteúdo hídrico variando apenas entre 2 e 10% de seu peso seco. Quando o líquen desseca a fotossíntese cessa; nesse estado de "animação suspensa" mesmo uma



12.21
Uma secção transversal do líquen Lobaria verrucosa. *Os liquens mais simples consistem apenas em uma crosta de hifas entrelaçadas envolvendo colônias de algas. Contudo, nos liquens mais complexos, as hifas e as células de algas estão organizadas em um talo com crescimento e forma definidos e uma estrutura interna característica. O líquen mostrado tem quatro camadas distintas: (1) o córtex superior, uma camada protetora constituída de hifas de paredes muito espessadas; (2) a camada de algas, constituída por células de algas e hifas, estas de paredes finas frouxamente entrelaçadas; (3) a medula, que é uma camada espessa de hifas frouxas e de paredes menos espessas. Esta camada, que constitui cerca de dois terços da espessura do talo, parece servir como área de armazenagem, com as células do fungo aumentadas; e (4) o córtex inferior, que é mais fino que o superior e coberto por finas projeções (rizinas) que prendem o líquen ao substrato.*

luz solar ofuscante ou extremos de calor e frio podem ser suportados por algumas espécies de liquens. A suspensão da fotossíntese depende, em grande parte, do fato de que o córtex superior do líquen se torna mais espesso e mais opaco quando seco, dificultando a passagem de energia luminosa. Um líquen úmido pode ser danificado ou destruído por intensidades luminosas ou temperaturas que não danificariam um líquen seco.

Quando um líquen é umedecido pela chuva, ele absorve de 3 a 35 vezes seu próprio peso em água num tempo muito curto. Se um líquen seco, quebradiço, é submerso em água, ele se torna macio e flexível em uns poucos minutos. Este é um simples processo físico de embebição — o líquen absorve água da mesma maneira que um papel mata-borrão.

A julgar pela taxa de fotossíntese, o líquen atinge sua vitalidade máxima depois de ter sido encharcado com água e tenha começado a secar. Sua taxa de fotossíntese atinge o máximo quando o conteúdo hídrico está entre 65 e 90% daquele máximo que o organismo pode conter; abaixo desse nível, se o líquen continua a perder água, a taxa fotossintética decresce. Em muitos ambientes, o conteúdo de água dos liquens varia notavelmente ao longo do dia, com a maior parte da fotossíntese acontecendo apenas durante umas poucas horas, usualmente de manhã cedo, depois de umedecidos pela neblina ou pelo orvalho. Como conseqüência, os liquens têm uma taxa de crescimento extremamente pequena, aumentando em raio apenas de 0,1 a 10 milímetros por ano. Com base nesses dados, tem-se calculado que alguns liquens podem ter até 4.500 anos de idade. Eles exibem seu crescimento mais luxuriante no litoral e nas montanhas constantemente enevoadas.

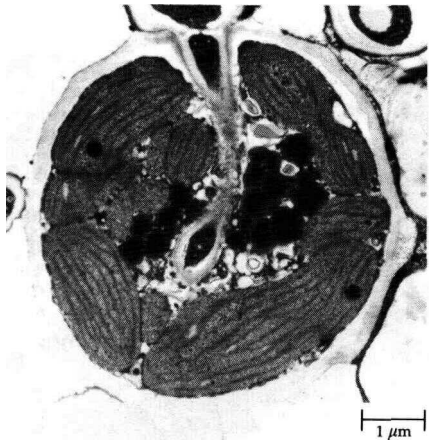
Os liquens aparentemente absorvem alguns nutrientes minerais de seu substrato (isto é sugerido pelo fato de que algumas espécies são caracteristicamente encontradas sobre certas rochas ou solos ou troncos de árvores), mas a maioria de seus nutrientes é obtida da atmosfera e da água da chuva. Os liquens têm um papel muito nítido no funcionamento dos ecossistemas. Todavia, devido ao fato de eles não terem qualquer mecanismo de excreção dos elementos que absorvem, são particularmente sensíveis a compostos tóxicos; as toxinas causam degradação da clorofila das algas e das cianobactérias. Os liquens são indicadores muito sensíveis dos componentes tóxicos do ar poluído, e cada vez mais eles estão sendo utilizados no monitoramento dos poluentes atmosféricos, especialmente ao redor de cidades. Os liquens são particularmente sensíveis ao dióxido de enxofre, provavelmente porque este destrói rapidamente o seu pequeno suprimento de clorofila. Visto que os liquens portadores de cianobactérias são especialmente sensíveis ao dióxido de enxofre, a poluição do ar pode limitar substancialmente a fixação de nitrogênio em comunidades naturais, causando grandes alterações na fertilidade do solo. Tanto o vigor quanto a composição química dos liquens são utilizados como indicadores da qualidade de seu ambiente. Por exemplo, análises de liquens podem mapear as quantidades de metais pesados e outros poluentes ao redor de pólos industriais. Felizmente, muitos liquens possuem a habilidade de fixar metais pesados do lado de fora de suas células e assim escapar de danos.*

Quando os testes nucleares eram conduzidos na atmosfera, os liquens foram utilizados como monitores da precipitação radioativa. Agora os liquens são um bom instrumento de monitorar a contaminação por substâncias radioativas após eventos tais como a explosão da usina nuclear de Chernobyl, em 1986.

A Natureza do Relacionamento entre Fungos e Organismos Fotossintetizantes

Qual é o relacionamento entre os dois componentes de um líquen? Primeiro de tudo é importante lembrar que os liquens são **polifiléticos** — eles se originaram independentemente muitas vezes a partir de diferentes tipos de ascomicetos — de modo que a natureza da simbiose, sem dúvida, varia. Apesar disso, al-

*N.T.: Esse é um conceito errado dos autores do livro. São raras as espécies que sobrevivem a níveis altos de poluição e nenhuma suporta níveis elevados, como por exemplo em avenidas de trânsito pesado nas cidades grandes e próximo a certas indústrias.



12.22
Um haustório do componente fúngico do líquen Strigula elegans, *penetrando na célula da alga desse líquen,* Cephaleuros virescens. *Os cloroplastos densamente agrupados são muito evidentes na célula da alga.*

gumas características, que discutiremos agora, são comuns a todos os liquens. O fungo claramente obtém carbono orgânico a partir da alga ou cianobactéria, daí o líquen se portar como um organismo fotossintetizante, dependente apenas de luz, ar e nutrientes minerais. De fato, o movimento de carbono orgânico da alga ou cianobactéria liquênica para o fungo foi estabelecido por experimentos utilizando gás carbônico com carbono radioativo (marcado). Naqueles liquens que têm cianobactérias, como *Nostoc*, a fixação de nitrogênio pela bactéria e a transferência dos compostos nitrogenados para o fungo são também importantes. No líquen, as hifas formam uma rede fechada ao redor das células da alga ou da cianobactéria. Haustórios, que são muito comuns nos liquens, penetram nas células fotossintetizantes (Fig. 12.22); outras hifas especializadas, chamadas **apressórios**, permanecem aderidas na superfície da célula fotossintetizante, penetrando-as por meio de estruturas especializadas.

A associação com um fungo afeta profundamente a natureza dos produtos metabólicos das células fotossintetizantes. Por exemplo, algas verdes secretam grandes quantidades de dois álcoois particulares, D-sorbitol e D-ribitol, somente quando as algas se associam com fungos para formar liquens. Por seu lado, fungos liquênicos produzem grande número de compostos extracelulares, provenientes do metabolismo secundário, denominados **substâncias liquênicas** ou **ácidos liquênicos**, em quantidades que às vezes atingem 10% do peso seco do líquen. Mais de 350 substâncias liquênicas já foram identificadas;* elas são principalmente ácidos fenólicos fracos, similares aos constituintes dos taninos. Certas substâncias são pigmentadas, apresentando cor amarela, laranja ou vermelha, algumas das quais utilizadas como corantes naturais. Substâncias liquênicas são úteis na identificação e classificação dos liquens porque elas são diferentes entre si o suficiente para separar espécies. A função biológica dessas substâncias permanece desconhecida, embora possam ter papel em desestimular herbívoros em potencial.

Podemos separar as algas ou cianobactérias do componente fúngico de um certo líquen e cultivá-las separadamente em cultura pura. Sob tais condições o fungo cresce vagarosamente em colônias compactas que têm aparência muito diferente do líquen de onde ele foi tirado. O fungo necessita de um grande número de carboidratos complexos para seu crescimento e normalmente não forma estruturas produtoras de esporos. Em contraste, as algas liquênicas ou cianobactérias isoladas crescem mais rapidamente quando em vida livre do que quando estão na associação liquênica. De certo modo, pode-se pensar que essa associação não é um mutualismo, mas se parece mais com um parasitismo controlado da alga ou cianobactéria pelo fungo; entretanto, um líquen é mais que a soma de seus componentes, e nesse sentido ele é um organismo "distinto". * Quando cultivados juntos em cultura, o fungo parece primeiramente colocar seu companheiro sob controle e só depois assumir a aparência característica do líquen (Fig. 12.23).

DIVISÃO BASIDIOMYCOTA

A última das três divisões dos fungos a ser discutida, Basidiomycota, compreende fungos bem familiares. Entre as 16.000 espécies dessa divisão estão os cogumelos comestíveis, os venenosos, os *stinkhorns*, os *puffballs*, as orelhas-de-pau, bem como dois grupos fitopatogênicos importantes, as ferrugens e os carvões (Fig. 12.24). Os basidiomicetos têm papel preponderante na decomposição de substratos vegetais, freqüentemente constituindo 2/3 da biomassa viva (de outra origem que não a animal) no solo. Mesmo que os basidiomicetos macroscópicos sejam os fungos mais bem conhecidos, muitas espécies, indiscutivelmente, serão ainda descobertas.

Esquematizou-se um diagrama do ciclo de vida de um basidiomiceto como ponto de referência para dar prosseguimento à nossa discussão sobre esse grupo importante (Fig. 12.25). Os basidiomicetos são distintos dos outros fungos pela produção de **basidiosporos**, que nascem fora de uma estrutura clavada produtora de esporos chamada **basídio** (Fig. 12.26). Na natureza, a maioria dos basidiomicetos se reproduz principalmente através da formação dos basidiosporos.**

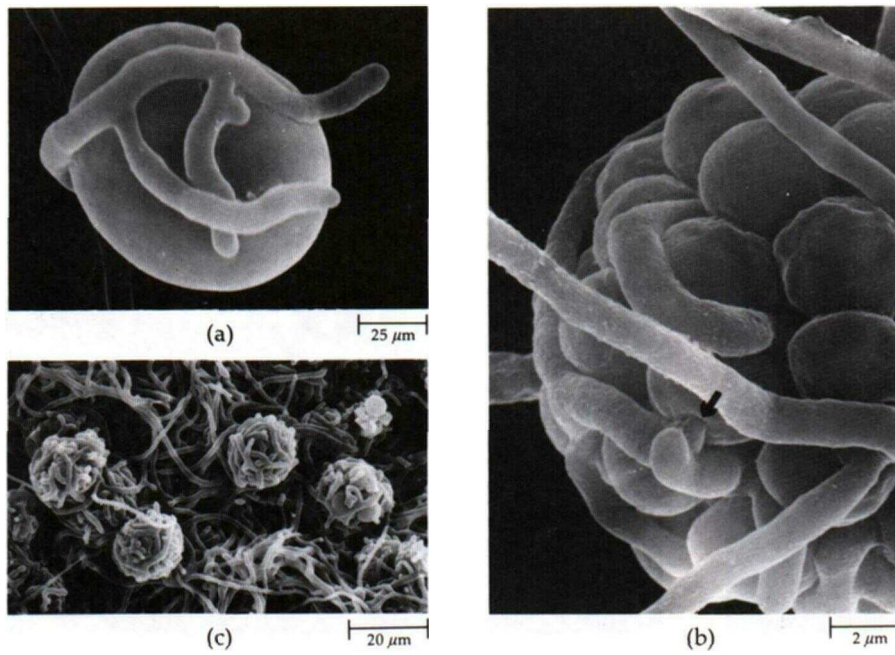
O micélio dos basidiomicetos é sempre septado e os septos são perfurados. O septo tem uma margem inflada e em forma de barril delimitando o poro, que é chamado **doliporo**; tais septos dolipóricos são características importantes dos basidiomicetos, permitindo que muitos membros dessa divisão sejam reconhecidos apenas por suas hifas. De ambos os lados do poro, o citoplasma é delimitado por capas de membrana diferenciadas, chamadas **parentossomos** porque, em perfil, lembram um par de parênteses (Fig. 12.27). Parentossomos estão ausentes nas ferrugens e nos carvões.

Em muitas espécies de basidiomicetos, o micélio passa por duas fases distintas — monocariótica e dicariótica — durante o ciclo de vida. Quando o basidiosporo germina, dá origem a um micélio que pode ser inicialmente multinucleado; logo os septos são formados e o micélio é dividido em células monocarióticas (uninucleadas). Comumente, o micélio dicariótico é formado pela fusão de hifas monocarióticas originadas de linhagens diferentes (que neste caso é heterocariótico), ou ele pode surgir a partir de um micélio monocariótico quando os septos não são formados após a divisão nuclear (que neste caso é homocariótico). Em

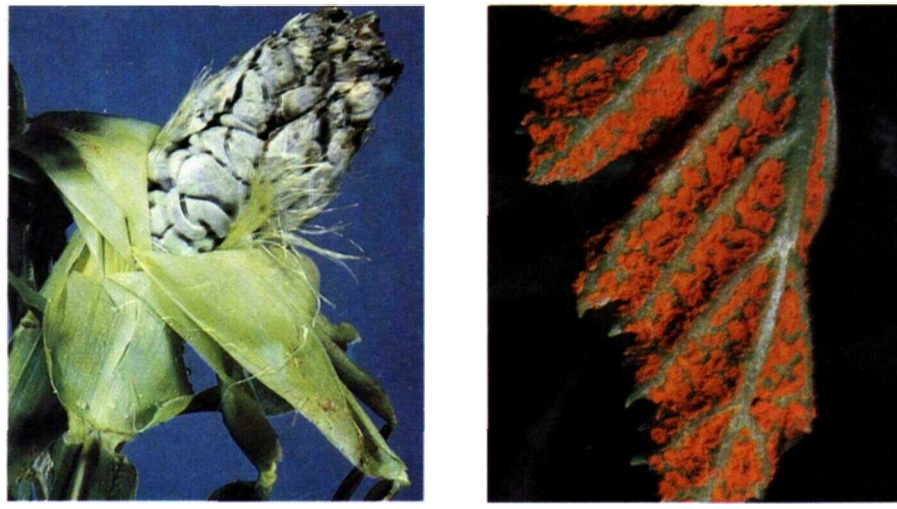
*N.T.: Atualmente são mais de 550.

*N.T.: Essa é uma visão romântica dos autores do livro, que está muito longe do pensamento dos liquenólogos, para quem os liquens não podem de modo algum ser considerados como organismos distintos.

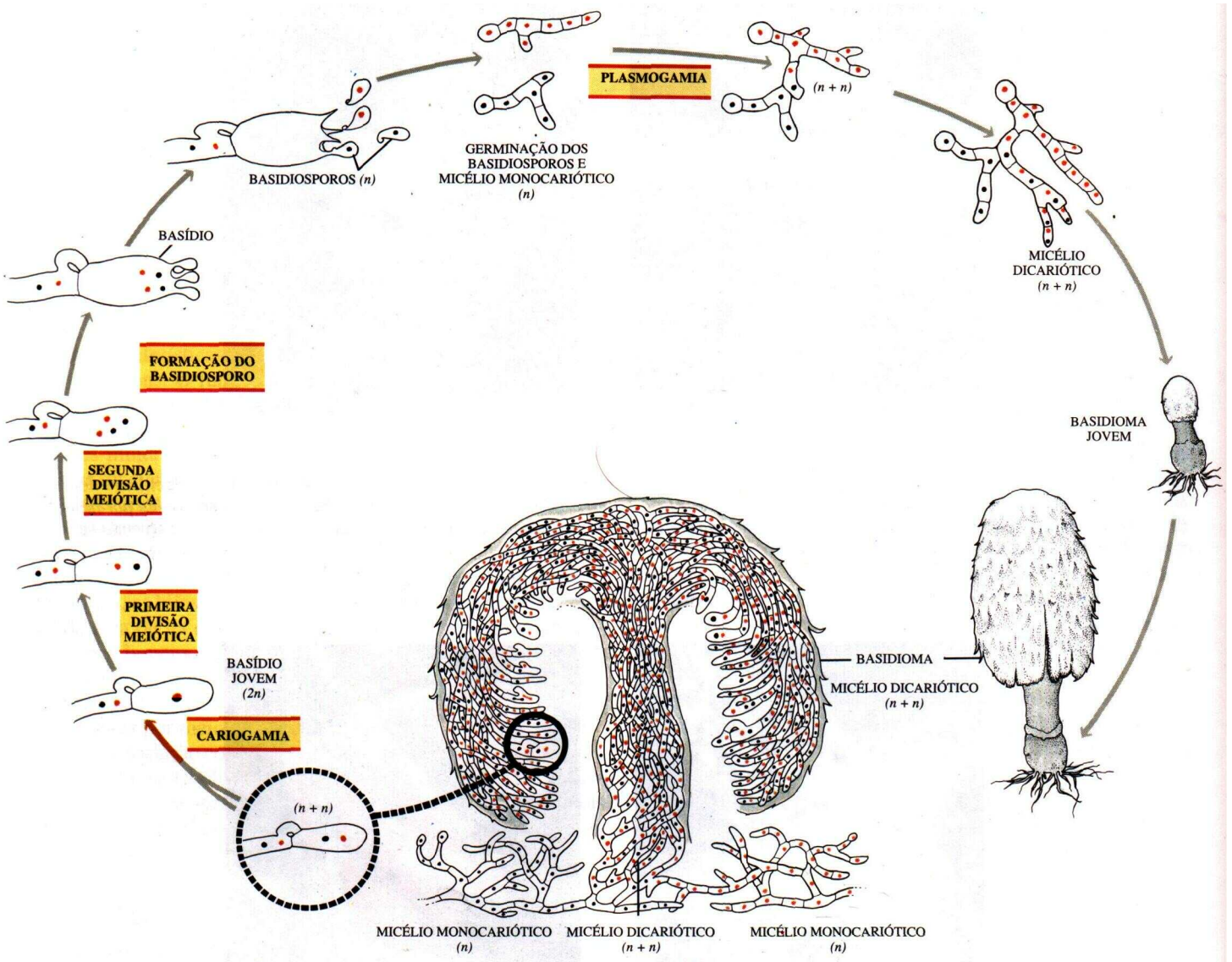
**N.T.: Existe também a reprodução assexuada por fragmentação do micélio e do basidioma, bem como pelo seu estágio anamorfo que produz conídios.



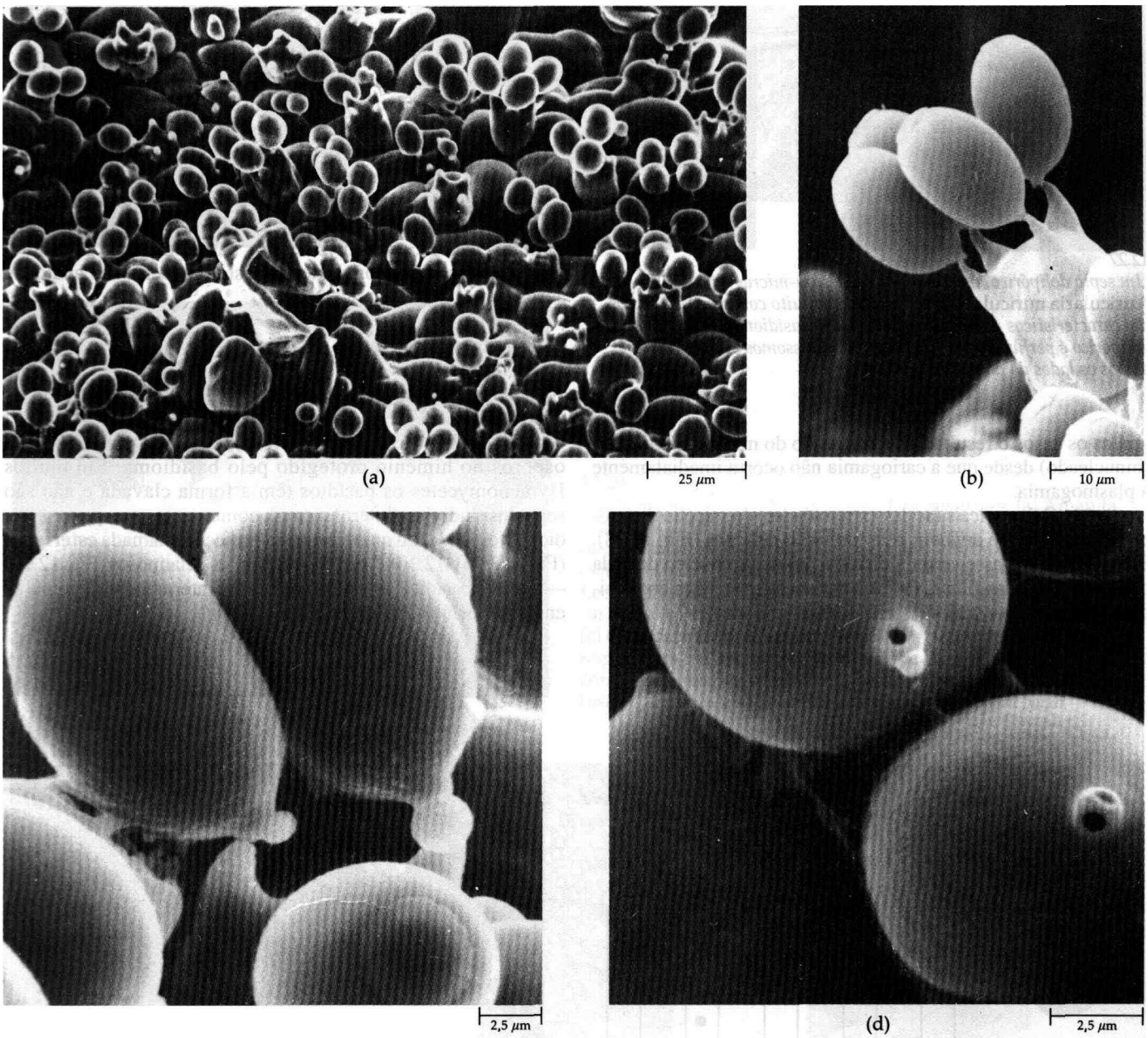
12.23
Elétron-micrografias de varredura dos estágios iniciais da interação entre o fungo e a alga do líquen Cladonia cristatella *em cultura de laboratório. O componente fotossintetizante neste líquen (ver Fig. 12.20b) é* Trebouxia, *uma alga verde.* (a) *Uma alga envolvida por hifas,* (b). *Penetração de um haustório em uma célula de alga (seta).* (c) *Grupos misturados de componentes fúngicos e algas desenvolvendo-se num talo liquênico.*



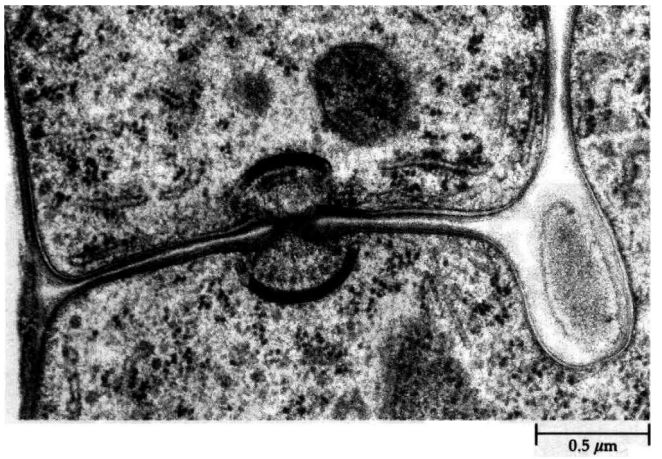
12.24
(a) *O carvão do milho é uma doença bem conhecida na qual o fungo* Ustilago maydis *produz uma massa preta e pulverulenta de esporos nas espigas, que são cozidas e aproveitadas como alimento, no México e América Central, onde são muito apreciadas.* Ustilago *é um carvão, membro da classe Teliomycetes da divisão Basidiomycota.* (b) *Pústulas de ferrugem (*Kuehneola uredinis*) sobre folha de amora fotografada em San Mateo, Califórnia.*



12-25
Ciclo de vida de um cogumelo (divisão Basidiomycotina, classe Hymenomycetes). Micélios monocarióticos são produzidos a partir de basidiosporos, e dicarióticos a partir daqueles, freqüentemente seguido de fusão de linhagens diferentes, produzindo micélios heterocarióticos. O micélio dicariótico forma o basidioma; nas lamelas é formado o himênio com os basídios alinhados que, finalmente, liberam bilhões de basidiosporos.



12-26
Elétron-micrografia de varredura dos basidiosporos de Coprinus cinereus. (a) *O himênio mostrando numerosos basídios congelados, no momento da liberação dos basidiosporos.* (b) *Ápice de um basídio com quatro basidiosporos alongados, presos assimetricamente em cada um dos esterigmas.* (c) *Detalhe de dois basidiosporos. Uma gota se forma na base de cada basidiosporo antes de sua liberação do esterigma. O basidiosporo da direita mostra um estágio mais avançado que o da esquerda.* (d) *Detalhe da base de dois basidiosporos. À direita, dois poros são visíveis, um onde o basidiosporo estava preso ao esterigma, o outro através do qual a gota foi secretada. No basidiosporo da esquerda a gota permanece aderida.*



12.27
Um septo dolipórico, mostrado numa elétron-micrografia de Auricularia auricula, *um basidiomiceto muito comum. Tais septos são característicos de hifas dicarióticas dos basidiomicetos. Cada septo dolipórico é perfurado por um poro. Parentossomos são visíveis em ambos os lados do poro.*

ambos os casos o resultado é a formação do micélio dicariótico (binucleado) desde que a cariogamia não ocorra imediatamente à plasmogamia.

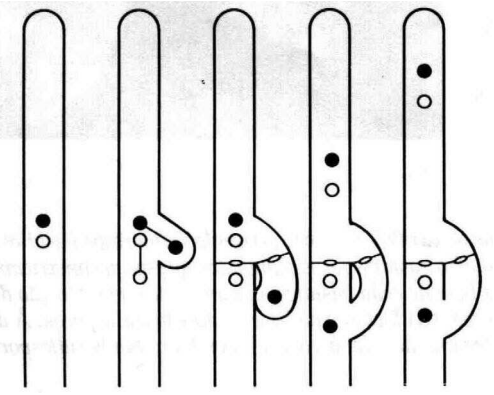
As células apicais (as das extremidades) do micélio dicariótico comumente se dividem pela formação de ansas (Fig. 12.28). Essas ansas, que asseguram a distribuição de um núcleo de cada tipo para as células-filhas, são características marcantes dos basidiomicetos.

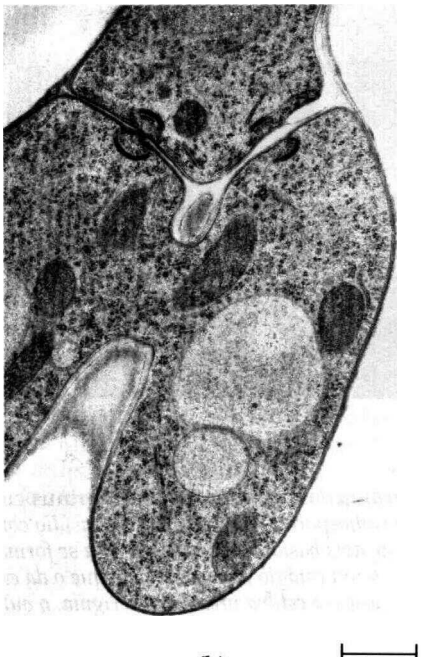
O micélio que forma o **basidioma** (antigamente chamado basidiocarpo) — estrutura produtora dos esporos, tais como dos cogumelos e *puffballs* — é dicariótico. A formação do basidioma pode necessitar de luz. O micélio dicariótico diferencia-se em hifas com formas e funções diferentes dentro do basidioma.

Os basidiomicetos podem ser divididos em três classes: Hymenomycetes, Gasteromycetes e Teliomycetes. Os Hymenomycetes constituem todos os fungos que produzem basidiosporos expostos *sobre* o basidioma recém-formado, tais como os cogumelos comestíveis e as orelhas-de-pau. Os Gasteromycetes incluem os *puffballs*, que formam os basidiosporos *dentro* do basidioma. Os Teliomycetes, ferrugens e carvões, não formam basidioma; ao contrário, estes fungos produzem os basidiosporos em massa. Os basídios dos Hymenomycetes são formados numa camada fértil distinta, o himênio — a origem do nome do grupo — e não em células isoladas e espalhadas como em muitos Teliomycetes e Gasteromycetes. Os basidiomas que são característicos dos Hymenomycetes e Gasteromycetes são análogos aos ascomas dos ascomicetos.

Classe Hymenomycetes

A classe Hymenomycetes engloba os cogumelos comestíveis, os venenosos (ver Fig. 12.3), fungos dentiformes, coralóides, bem como as orelhas-de-pau (Fig. 12.19c); eles produzem os basidiosporos no himênio protegido pelo basidioma. Em muitos Hymenomycetes os basídios têm a forma clavada e não são septados (indivisos internamente), comumente com quatro basidiosporos, cada um numa pequena projeção chamada **esterigma** (Figs. 12.26 e 12.30). Outros — os fungos gelatinosos (Fig. 12.31) — têm os basídios septados (divididos internamente), como os encontrados nos Teliomycetes.





12.28
(a) *Nos basidiomicetos, hifas dicarióticas são distinguidas pela presença de ansas sobre os septos. As ansas são formadas durante a divisão celular; elas presumivelmente garantem a distribuição dos dois núcleos geneticamente diferentes no basidioma.* (b) *Elétron-micrografia de uma ansa e do septo característico, numa hifa de* Auricularia auricula.

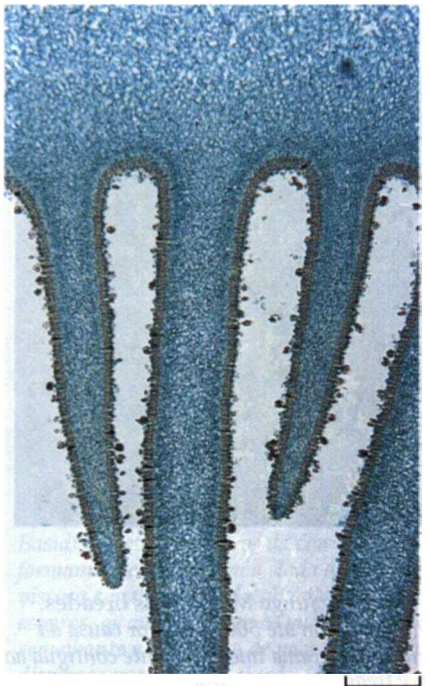
(a)

(b)

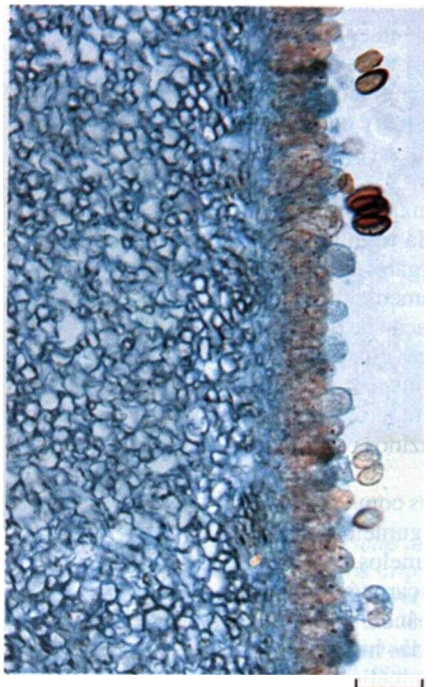
(c)

(d)

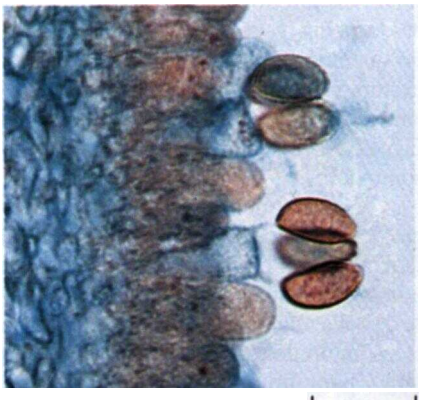
12.29
Basidiomicetos — membros da classe Hymenomycetes. (a) Amanita muscaria. *Os cogumelos, em vários estágios de crescimento. Dentre as características desse gênero, dos quais muitos membros são venenosos, estão as manchas no píleo, o anel no estipe e a volva, ao redor da base.* (b) Leccinum subglabripes, *um boleto. Nos boletos, as lamelas encontradas em muitos cogumelos foram substituídas por tubos terminando em poros.* (c) Ganoderma applanatum. *Fungos com essa forma característica são responsáveis pelo apodrecimento da maioria das madeiras.* (d) Hericium coralloides, *um fungo hidnóide comestível. O himênio, a camada com os basídios, localiza-se na superfície dos dentes voltada para baixo.*



(a) 200 μm



(b) 100 μm



(c) 50 μm

12.30
Secção corada através das lamelas de Coprinus, *um cogumelo comum, em aumentos progressivos. A camada himenial está corada com tonalidade mais escura nessas preparações.* (a) *Aspecto de algumas lamelas.* (b) *Basídios e basidiosporos em desenvolvimento.* (c) *Basidiosporos quase à maturidade, presos ao basídio pelos esterigmas.*

12.31
Um fungo gelatinoso crescendo sobre árvore morta na floresta amazônica. Os fungos gelatinosos são os únicos membros dos Hymenomycetes que possuem basídios septados.

A estrutura pela qual se reconhece um cogumelo comestível de um venenoso é o basidioma (ver Fig. 12.29). (Em inglês, a palavra "*mushroom*" é muitas vezes utilizada para designar as formas comestíveis dos basidiomas e "*toadstool*" utilizada para designar as não comestíveis; os micologistas não reconhecem tais distinções e usam somente o termo "*mushroom*". Neste livro, todas as formas são referidas como "*mushrooms*" (= cogumelos) independentemente de serem ou não comestíveis.) Um cogumelo geralmente consiste em um **chapéu** ou **píleo** que se assenta sobre um **pedúnculo** ou **estipe**. A massa de hifas no basidioma comumente forma camadas distintas. No início do seu desenvolvimento — o estágio de "botão" — o cogumelo pode ser coberto por um envoltório membranoso que se rompe com o seu crescimento. Em muitos gêneros, remanescentes dessa camada são visíveis na superfície superior do píleo e como uma bainha protetora, ou **volva**, na base do estipe (ver Fig. 12.29a). Em muitos Hymenomycetes, a superfície inferior do píleo consiste em estruturas radiadas chamadas **lamelas** (ver Fig. 12.30), onde se encontra o himênio. Em outros membros da classe, o himênio localiza-se em outras partes; por exemplo, nos hidnóides (ver Fig. 12.29d) o himênio recobre diretamente as projeções (ou dentes). Nas orelhas-de-pau e boletos (ver Fig. 12.29b, c), o himênio alinha-se em tubos verticais que se abrem como poros.

Nos Hymenomycetes os basídios formam-se no himênio; cada basídio desenvolve-se de uma célula terminal da hifa dicariótica. Logo após o basídio jovem alargar-se, a cariogamia ocorre. Isto é seguido quase que imediatamente pela meiose de cada núcleo diplóide, resultando na formação de quatro núcleos haplóides (ver Fig. 12.25). Cada um desses quatro núcleos migra para um esterigma formando um basidiosporo haplóide, uninucleado. A capacidade reprodutiva de um único cogumelo é tremenda, com bilhões de basidiosporos produzidos por um único basidioma.

Em habitats relativamente uniformes, tais como gramados e campos, o micélio do qual se formam os cogumelos espalha-se sob o solo, produzindo um círculo de cogumelos na superfície de vez em quando; este círculo pode alcançar até 30 metros em diâmetro. Numa área aberta, o micélio expande-se em todas as direções; na região central ocorre a morte das hifas mas nas bordas há a produção dos basidiomas, onde o micélio cresce ativamente pela abundância de material nutritivo no solo. (Isto é exatamente o que acontece quando um fungo é inoculado no centro de uma placa de Petri.) Como conseqüência, os cogumelos aparecem em círculos, e à medida que o micélio cresce, os círculos ficam maiores. Tais círculos são conhecidos no folclore europeu como "círculos das fadas" (Fig. 12.32).

Os basidiomicetos mais conhecidos são os que possuem lamelas. *Agaricus campestris* é muito comum e particularmente abundante nos campos. A espécie relacionada *A. bisporus* é uma das poucas cultivadas comercialmente. É cultivada em mais de 70 países e o valor da produção mundial excede 14 bilhões de dólares. *A. bisporus*, junto com o cogumelo oriental *shiitake* (*Lentinus edodes*), perfazem 86% da produção mundial de cogumelos. Outras espécies estão sendo cultivadas, muitas das quais encontradas na natureza em grande quantidade.

Nem todos os cogumelos são comestíveis; dentre os com lamelas há também os venenosos. Por exemplo, o gênero *Amanita* inclui alguns dos mais venenosos, bem como outros que são comestíveis. Até mesmo um pequeno pedaço de *A. virosa* pode ser fatal. Alguns basidiomicetos contêm substâncias químicas que causam alucinações nos seres humanos (Fig. 12.33).

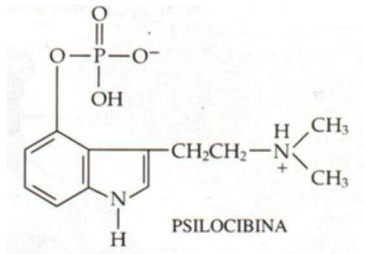
Classe Gasteromycetes

Os Gasteromycetes produzem basidiosporos dentro dos basidiomas que são completamente fechados, pelo menos numa parte do seu desenvolvimento. Essa classe provavelmente se originou dos Hymenomycetes. Entre os Gasteromycetes mais conhecidos estão os *stinkhorns*, *earthstars*, as falsas trufas, os *bird's-nest fungi* e os *puffballs* (Fig. 12.34). *Stinkhorns* (Fig. 12.34b) têm uma morfologia interessante. Eles se desenvolvem abaixo da superfície do solo numa estrutura firme semelhante a um ovo. À maturidade, diferenciam-se num receptáculo basal, derivado dessa estrutura, num estipe alongado e numa gleba sinuosa que é o himênio externo. A gleba forma uma massa de basidiosporos viscosa e com odor desagradável, a qual atrai moscas e besouros que os dispersam.

12.32
Um "círculo das fadas" formado pelo fungo Marasmius oreades. *Estima-se que alguns círculos possuam até 500 anos. Por causa da exaustão de nutrientes essenciais, a grama imediatamente contígua ao círculo, pelo lado de dentro, é freqüentemente atrofiada e verde-clara, ao contrário daquela situada do lado de fora do círculo.*

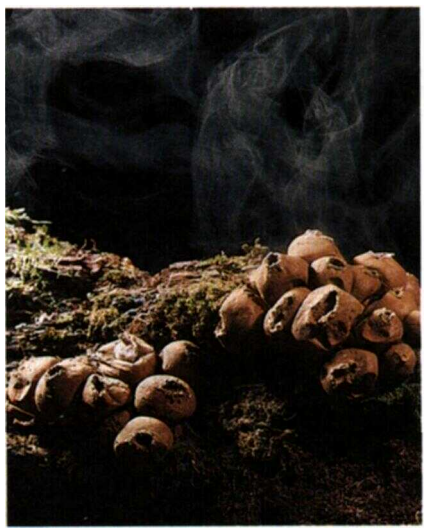
12.33
Os cogumelos destacam-se nas cerimônias religiosas de muitos grupos indígenas no Sul do México e na América Central; os índios comem certos basidiomicetos devido às qualidades alucinogênicas. (a) *Um dos mais importantes desses fungos é* Psilocybe mexicana, *mostrado aqui crescendo em pastagem próximo a Huautla de Jiménez, Oaxaca, México.* (b) *A xamã María Sabina come* Psilocybe *numa cerimônia religiosa noturna.* (c) Psilocibina *é o composto químico responsável por visões coloridas experimentadas por aqueles que comem esse cogumelo "sagrado"; este composto tem estrutura análoga ao LSD e a mescalina (ver Fig. 19.51a).*

(b)



(c)

12–3



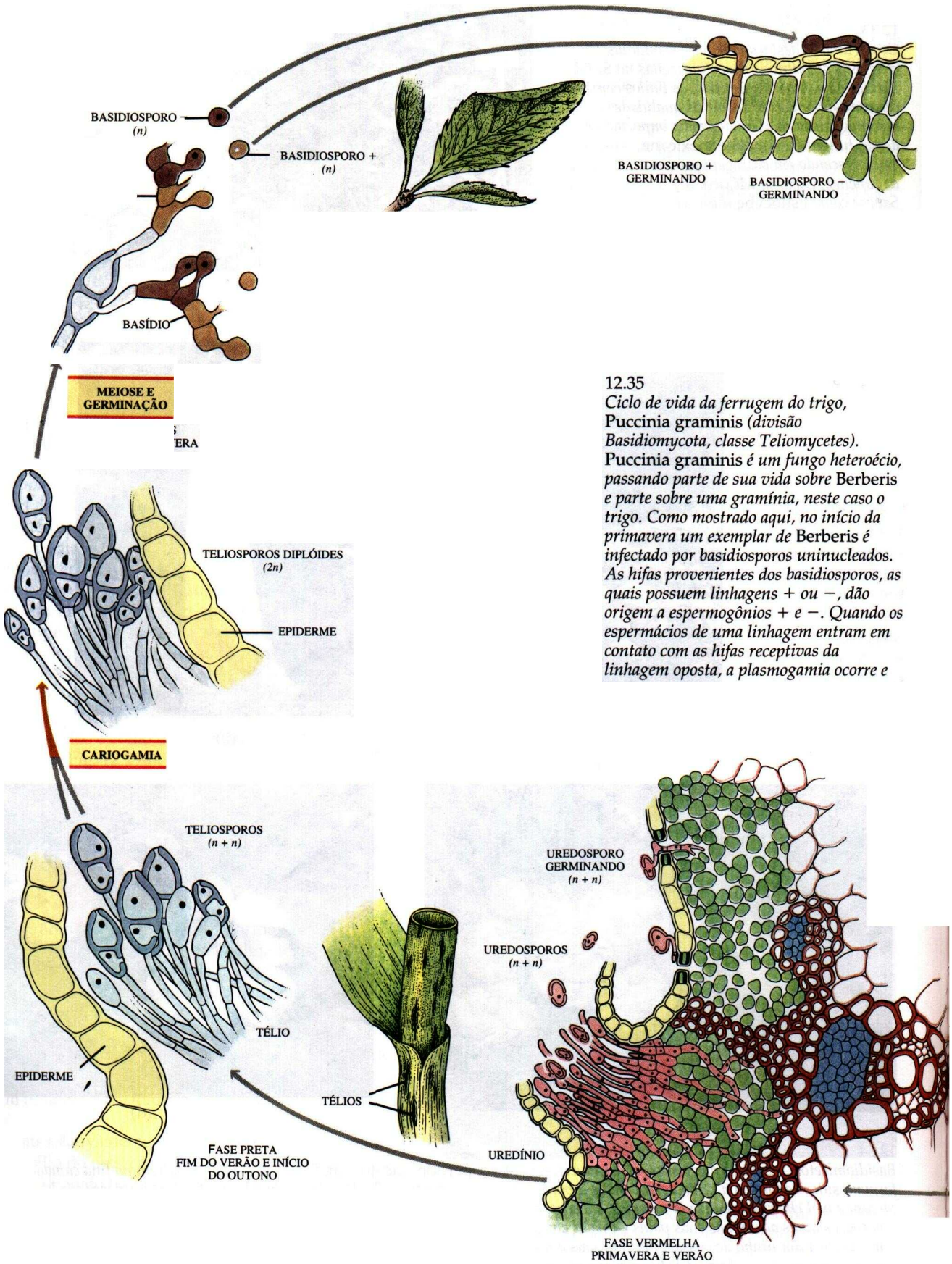
(a)

(b)

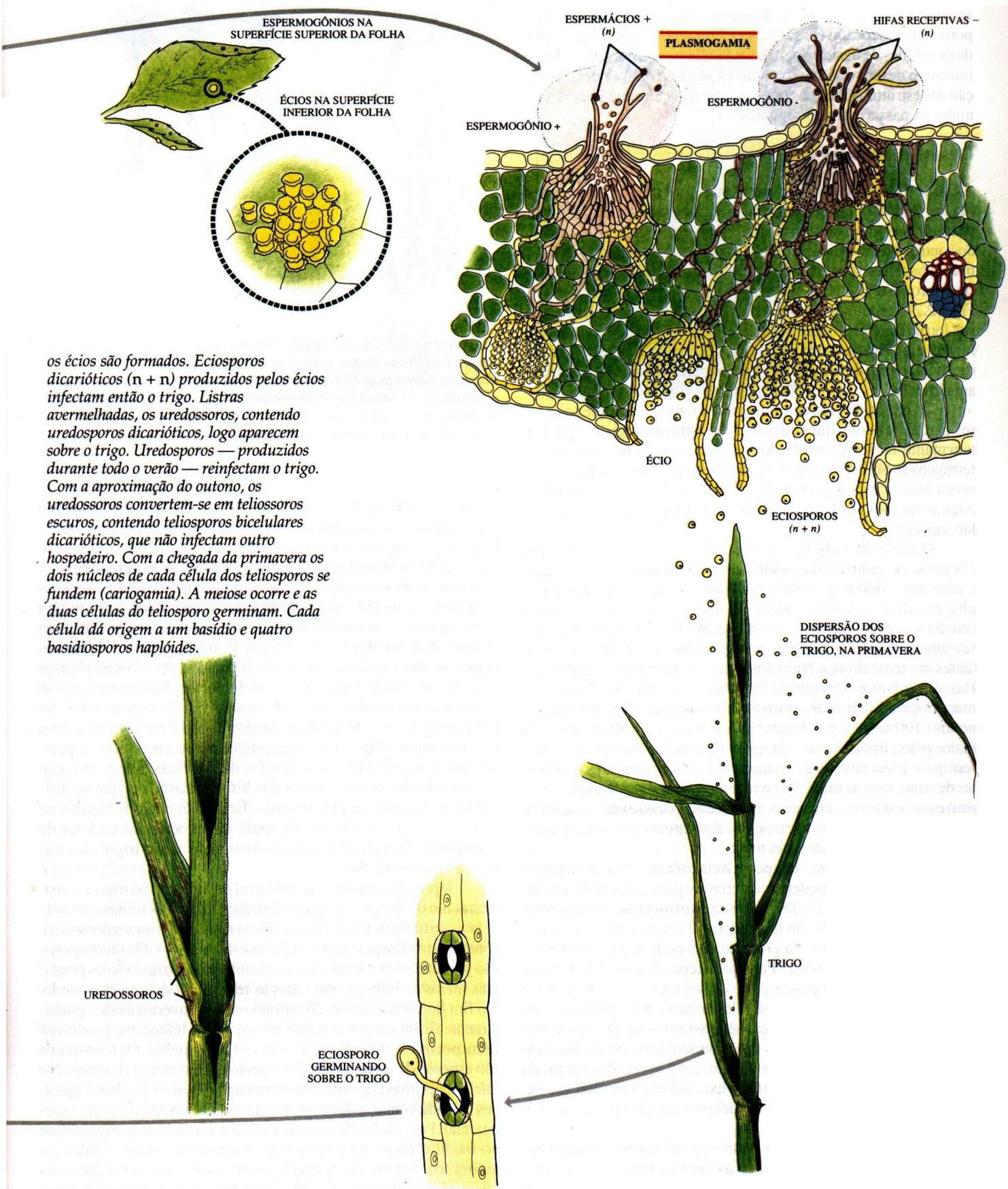
(c)

(d)

12.34
Basidiomicetos, membros da classe Gasteromycetes. (a) Lycoperdon ericetorum. *Gotas de chuva, ao caírem na fina camada externa do fungo, formam sulcos e forçam a saída de ar com os esporos, através da abertura.* (b) Phallus impudicus. *Os basidiosporos são liberados numa massa viscosa e mal cheirosa localizada no ápice. Moscas, como* Mydaea urbana, *mostradas aqui, pousam à procura de alimento e dispersam os esporos, os quais aderem às suas patas e corpos em grande número.* (c) Crucibulum laeve. *Este fungo chama a atenção pelo aspecto semelhante a um ninho de passarinho com seus ovos brancos. As estruturas brancas arredondadas contêm basidiosporos, que são ejetados e dispersos por gotas de chuva.* (d) Geastrum saccutum, *conhecido como "earthstar". Um exemplar completamente aberto e outros dois em desenvolvimento. A camada externa dobra-se para trás neste gênero, elevando a massa de esporos acima das folhas mortas.*



12.35
Ciclo de vida da ferrugem do trigo, Puccinia graminis *(divisão Basidiomycota, classe Teliomycetes).* Puccinia graminis *é um fungo heteroécio, passando parte de sua vida sobre* Berberis *e parte sobre uma gramínia, neste caso o trigo. Como mostrado aqui, no início da primavera um exemplar de* Berberis *é infectado por basidiosporos uninucleados. As hifas provenientes dos basidiosporos, as quais possuem linhagens + ou –, dão origem a espermogônios + e –. Quando os espermácios de uma linhagem entram em contato com as hifas receptivas da linhagem oposta, a plasmogamia ocorre e*



os écios são formados. Eciosporos dicarióticos (n + n) produzidos pelos écios infectam então o trigo. Listras avermelhadas, os uredossoros, contendo uredosporos dicarióticos, logo aparecem sobre o trigo. Uredosporos — produzidos durante todo o verão — reinfectam o trigo. Com a aproximação do outono, os uredossoros convertem-se em teliossoros escuros, contendo teliosporos bicelulares dicarióticos, que não infectam outro hospedeiro. Com a chegada da primavera os dois núcleos de cada célula dos teliosporos se fundem (cariogamia). A meiose ocorre e as duas células do teliosporo germinam. Cada célula dá origem a um basídio e quatro basidiosporos haplóides.

Os *puffballs* são muito familiares. À maturidade, a parte interna desses fungos seca, liberando uma nuvem de basidiosporos quando tocado (Fig. 12.34a). Um único *puffball* pode produzir trilhões de basidiosporos. Os *bird's-nest fungi* (Fig. 12.34c) iniciam o desenvolvimento como os *puffballs* mas a desintegração das estruturas internas faz com que fiquem semelhantes a um ninho de passarinho em miniatura.

Classe Teliomycetes

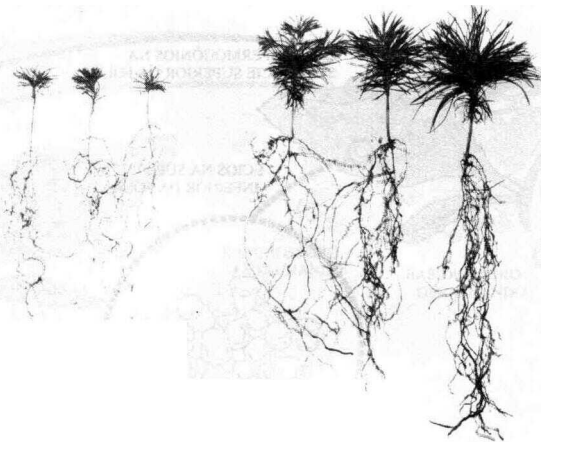
A classe Teliomycetes consiste em duas grandes ordens: as ferrugens (Uredinales) e os carvões (Ustilaginales). Os membros dessa classe não formam basidiomas, diferenciando-se assim dos outros basidiomicetos. Eles formam, contudo, hifas dicarióticas e basídios septados, como aqueles dos fungos gelatinosos (membros dos Hymenomycetes). As ferrugens e os carvões (ver Fig. 12.24) produzem seus esporos em massas, que são menores nas ferrugens e chamadas soros. Como são fitopatógenos, as ferrugens e os carvões têm importância econômica muito grande, causando perda de bilhões de dólares para a agricultura mundial anualmente.

Os ciclos de vida de muitas ferrugens são complexos e esses patógenos constituem desafios aos fitopatologistas que tentam mantê-las sob controle. Até recentemente pensava-se que as ferrugens fossem parasitas obrigatórios de plantas vasculares, mas agora muitas espécies crescem em meios de cultura artificiais. Alguns carvões também são capazes de crescer em condições de laboratório.

O ciclo de vida de uma ferrugem é exemplificado por *Puccinia graminis*, o causador da ferrugem-preta do trigo. Esta é uma das 7.000 espécies de ferrugens. Existem numerosas linhagens de *P. graminis*; além do trigo, pode parasitar outros cereais tais como cevada, aveia e centeio, bem como espécies selvagens de gramíneas. *Puccinia graminis* causa perdas constantes aos triticultores. Num único ano, as perdas em Minnesota, Dakota do Norte, Dakota do Sul e nas pradarias do Canadá somaram aproximadamente oito milhões de toneladas métricas. Já no ano 100 DC, Plínio descrevia a ferrugem do trigo como "a maior praga das culturas". Hoje os fitopatologistas combatem a ferrugem-preta através de cruzamentos com variedades resistentes de trigo, mas as mutações e recombinações nas ferrugens tornam essas vantagens efêmeras. O processo parassexual, resultante de recombinações somáticas, é um dos fatores que levam a novas linhagens altamente infectivas.

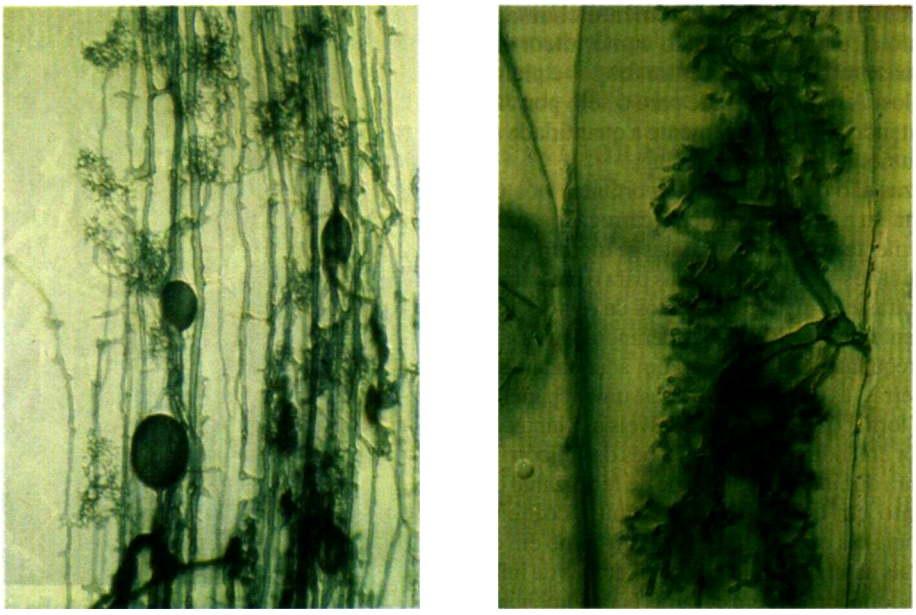
Puccinia graminis é espécie **heteroécia**, isto é, este fungo necessita de dois hospedeiros diferentes para completar seu ciclo de vida (veja Fig. 12.35). Parasitas **auto-écios**, ao contrário, necessitam somente de um hospedeiro. *Puccinia graminis* pode crescer indefinidamente na gramínea hospedeira onde se reproduz apenas assexuadamente. Para que a reprodução sexuada ocorra, a ferrugem precisa passar parte de seu ciclo sobre *Berberis* e parte sobre a gramínea. Um método tentativo para eliminar essa ferrugem tem sido a erradicação dos arbustos de *Berberis*. Por exemplo,antigos governantes de Massachusetts estabeleceram uma lei or-denando que "todo aquele que... tiver alguma muda de *Berberis* crescendo nas suas terras... deverá a mesma ser extirpada ou destruída antes ou no décimo terceiro dia de junho, AD, 1760".

A infecção em *Berberis* ocorre na primavera, quando basidiosporos uninucleados infectam a planta formando um micélio haplóide que, em primeiro lugar, dá origem a espermogônios na face superior das folhas. *P. graminis* cresce em *Berberis* sob a forma de linhagens + e −, portanto os basidiosporos e espermogônios derivados dessas linhagens são também + ou −. Cada espermogônio é uma pústula em forma de frasco que produz células uninucleadas e viscosas chamadas **espermácios.** A abertura do espermogônio é revestida por hifas rígidas, sem ramificações e de coloração alaranjada, as **perífises**, que contêm gotas de açúcar, como um néctar. Esta substância, que é atrativa às moscas, contém os espermácios. Entre as perífises, **hifas receptivas** ramificadas também são formadas. As moscas visitam os espermogônios e alimentam-se do néctar. Movimentando-se de um espermogônio a outro, elas transferem os espermácios. Se um espermácio + de um espermogônio entra em contato com a hifa receptiva − de outro espermogônio, ou vice-versa, a plasmogamia ocorre e formam-se hifas dicarióticas. Inicia-se então a formação dos écios, a partir das hifas dicarióticas que se dirigem para baixo do espermogônio. **Écios** são então formados na superfície inferior das folhas, onde são produzidas cadeias de **eciosporos**. Os eciosporos dicarióticos infectam o trigo; eles não crescem sobre *Berberis*.



12.36
Micorriza e a nutrição da planta. Plântulas com nove meses de idade de white pine (Pinus strobus) cresceram por dois meses em solução nutritiva esterilizada e foram transplantadas para solo de pradaria. As plântulas da esquerda foram transplantadas diretamente. As plântulas da direita cresceram por duas semanas em solo de floresta contendo fungo, antes de serem transplantadas para o solo de pradaria.

A primeira manifestação visível da infecção no trigo é o aparecimento de linhas ou fendas alaranjadas sobre as folhas e o caule (a fase vermelha). Essas fendas são os **uredínios** (ou uredossoros), contendo **uredosporos** unicelulares e dicarióticos. Os uredosporos são produzidos por todo o verão e reinfectam o trigo; são os principais meios de infecção em todas as regiões produtoras do mundo. No fim do verão e início do outono os soros avermelhados gradualmente ficam escuros e transformam-se em **télios**, que produzem **teliosporos** bicelulares e dicarióticos (a fase preta). Os teliosporos são esporos de inverno, não infectando o trigo nem o *Berberis*. No início da primavera, antes da germinação, os dois núcleos haplóides de cada célula se fundem, formando um núcleo diplóide (cariogamia). Por ocasião da germinação ocorre a meiose aparentemente no basídio pequeno e curvo que emerge das duas células do teliosporo. Septos são formados entre os núcleos resultantes, os quais migram para os esterigmas transformando-se em basidiosporos. Assim, o longo ciclo anual se completa.



(a) (b)

12.37
Endomicorrizas. Glomus versiforme, *um zigomiceto, é mostrado crescendo em associação com as raízes de alho porro,* Allium porrum. (a) *Arbúsculos (estruturas densamente ramificadas) e vesículas (estruturas escuras, ovais). Arbúsculos predominam em infecções jovens, enquanto as vesículas se tornam comuns mais tarde.* (b) *Arbúsculos crescendo dentro de uma célula de raiz de alho porro.*

Em certas regiões, o ciclo de vida da ferrugem do trigo pode ser mais curto, com a persistência da fase uredinial e disponibilidade de hospedeiros. Nas planícies da América do Norte uredosporos do trigo de inverno dos estados do sudoeste e do México dirigem-se para Manitoba. Mais tarde, gerações se espalham para o oeste de Alberta e finalmente movendo-se, no final do verão, ao longo de todo o flanco oriental das Montanhas Rochosas e assim retornando para os solos no inverno. Sob tais circunstâncias a ferrugem do trigo não depende de *Berberis* para sua continuidade, e assim a erradicação dessa planta não constitui prática efetiva para seu controle nessa área. Em contraposição, a dispersão dos urediniosporos a partir do sul é impedida na Eurásia, onde há cadeias montanhosas extensas de leste a oeste, e o *Berberis* é necessário para a sobrevivência.

Micorrizas

Certos fungos desempenham papel crucial na nutrição mineral de plantas vasculares. Se as plântulas de muitas árvores florestais crescerem em solução de nutrientes, esterilizada, e forem transplantadas para solo de mata, crescerão pobremente e poderão eventualmente morrer por má nutrição (Fig. 12.36). No entanto, se uma pequena quantidade (por exemplo, 0,1% do volume) do solo de floresta contendo os fungos apropriados for adicionada ao solo ao redor das raízes das mudas, estas crescerão normalmente. A restauração do crescimento normal é causada pelo estabelecimento de **micorrizas** ("fungos de raízes"), que são associações íntimas, mutuamente benéficas e simbióticas entre fungos e raízes.

As micorrizas ocorrem na maioria dos grupos de plantas vasculares. Apenas poucas famílias de plantas fanerogâmicas caracteristicamente não apresentam micorrizas; estas incluem a família da mostarda (Brassicaceae) e a dos juncos (Cyperaceae). As raízes densas e muito finas de Proteaceae parecem desempenhar papel relevante, semelhante às micorrizas de outras plantas.

Muitas plantas parecem crescer normalmente quando são supridas com elementos essenciais (ver Cap. 27), especialmente fósforo, mesmo se as micorrizas estiverem ausentes; no entanto, se os elementos essenciais estiverem presentes em quantidades limitadas, plantas que não têm micorrizas crescem pobremente ou não o fazem. A habilidade das micorrizas de absorver e transportar fósforo do solo foi demonstrada em experimentos utilizando-se ^{32}p radiativo. O incremento na absorção de zinco, manganês e cobre — três outros nutrientes essenciais — foi igualmente demonstrado. Desde que a rede de hifas das micorrizas se estende vários centímetros para além da zona colonizada pelas raízes, as plantas se tornam aptas a obter nutrientes a partir de volume de solo muito maior do que seria possível sem as micorrizas. O fungo se beneficia da associação, obtendo carboidratos da planta hospedeira.

ENDOMICORRIZAS

Há dois grupos principais de micorrizas: as **endomicorrizas** e as **ectomicorrizas**. Dessas duas, as endomicorrizas são de longe as mais comuns, ocorrendo em cerca de 80% das plantas vasculares. O fungo componente é um zigomiceto, com menos de 200 espécies envolvidas em tais associações, amplamente distribuídas por todo o mundo. Assim, as relações endomicorrízicas não são altamente específicas. A hifa do fungo penetra nas células corticais da raiz da planta, onde são formadas ou pequenas estruturas, densamente ramificadas, com aspecto de minúscula árvore, os **arbúsculos** (Fig. 12.37), ou dilatações denominadas **vesículas**. (As vesículas são freqüentemente chamadas esporos intermatricais e podem ocorrer entre as células da raiz da planta

hospedeira.) Endomicorrizas são freqüentemente chamadas micorrizas vesículo-arbusculares (abreviado como micorrizas VA).* A maioria ou quase todas as trocas entre fungos e plantas tem lugar nos arbúsculos. A hifa se estende para o solo por vários centímetros, aumentando significativamente a quantidade absorvida de fosfato e outros nutrientes essenciais.

As endomicorrizas são de particular importância nos trópicos, onde os solos tendem a ser positivamente carregados, retendo os fosfatos tão firmemente que estes nutrientes se tornam disponíveis apenas em quantidades bastante limitadas para o crescimento das plantas. (Em contraste, a maioria dos solos de regiões temperadas são negativamente carregados.) Considerando que os agricultores dos trópicos freqüentemente não suprem adequadamente com fertilizantes suas terras, as endomicorrizas assumem papel especialmente crítico em tornar os fosfatos disponíveis às plantações nestas regiões. O melhor entendimento das relações das micorrizas é certamente a chave para diminuir a quantidade de fertilizante que deve ser aplicada tanto em culturas para garantir colheitas satisfatórias e para manejá-las eficientemente, assim como em outras comunidades vegetais naturais. Aplicações comerciais de linhagens selecionadas de endomicorrizas em culturas para aumentar as colheitas parecem constituir possibilidades com crescentes atrativos. Esses fungos são também particularmente importantes em algumas regiões ecologicamente devastadas, tais como áreas de mineração de carvão, onde o crescimento de plantas é especialmente difícil. Infelizmente, fungos endomicorrízicos não se desenvolvem satisfatoriamente em culturas puras, podendo apenas se multiplicar em plantas hospedeiras, sob a condição de "culturas em potes".

12.38
Raízes ectomicorrizadas do western hemlock (Tsuga heterophylla). *Em tal ectomicorriza, o fungo comumente forma uma bainha de hifas, chamada manto fúngico, ao redor da raiz. Hormônios secretados pelo fungo induzem a ramificação da raiz. Este padrão de crescimento e a bainha de hifas acarretam a ramificação característica e a aparência intumescida da ectomicorriza. Os filamentos estreitos se estendendo da micorriza são cordões de micélio que funcionam como extensões do sistema radicular.*

ECTOMICORRIZAS

Ectomicorrizas (Fig. 12.38) são características de certos grupos de árvores e arbustos encontrados principalmente em regiões temperadas. Esse grupo inclui a família das faias (Fagaceae) e carvalhos; a família dos salgueiros, álamos e choupos (Salicaceae); e a família dos pinheiros (Pinaceae), bem como certos grupos de árvores tropicais que formam densos agregados de apenas uma ou poucas espécies. Essas árvores que crescem em diferentes partes do mundo — como os pinheiros nas montanhas do norte, os *Eucalyptus* na Austrália e as faias do sul (*Nothofagus*; ver Fig. 19.10) — freqüentemente são ectomicorrízicas. A associação micorrízica aparentemente torna as árvores mais resistentes às rigorosas condições de frio e de seca que ocorrem nas zonas limites de crescimento das árvores.

Nas ectomicorrizas, o fungo envolve mas não penetra nas células vivas das raízes. As hifas crescem entre as células do córtex da raiz, formando uma estrutura característica, a **rede de Hartig** (Fig. 12.39), a qual, eventualmente, circunda muitas das células corticais. A presença da rede de Hartig parece prolongar a vida tanto das células como da raiz. A rede de Hartig funciona como interface entre o fungo e a planta. Em adição a esta estrutura, as raízes são circundadas por um manto de hifas a partir do qual cordões miceliais se estendem para o solo vizinho (ver Fig. 12.38). Nas raízes com ectomicorrizas, os pêlos estão geralmente ausentes, sendo suas funções aparentemente desempenhadas pelas hifas. As ectomicorrizas são em sua maioria formadas por basidiomicetos, incluindo muitos gêneros de cogumelos, mas algumas envolvem associações com ascomicetos, inclusive trufas. Pelo menos 5.000 espécies de fungos estão envolvidas nas associações ectomicorrízicas, geralmente com alto grau de especificidade.

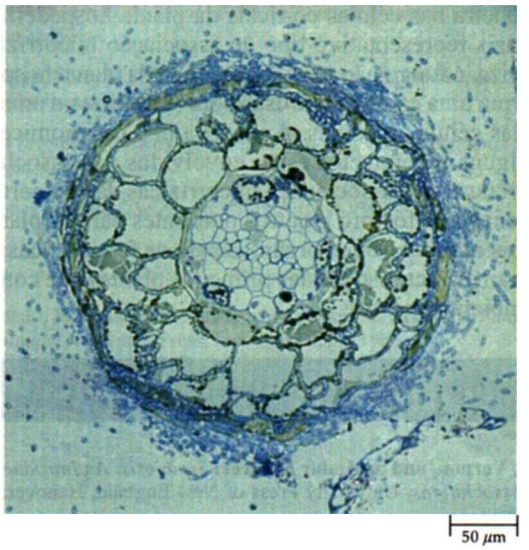
OUTROS TIPOS DE MICORRIZAS

Outros dois tipos de micorrizas são aquelas características das urzes da família Ericaceae e poucos outros grupos a ela relacionados, além daquelas associadas às orquídeas (Orchidaceae). Em Ericaceae, até 80% do peso pode ser constituído por micorriza, formando proeminente rede de hifas sobre a superfície da raiz, a partir da qual finas hifas laterais penetram nas células corticais da planta. Embora seja para a planta energeticamente dispendioso suportar a grande biomassa de fungo, as relações parecem desempenhar um importante papel que acaba por permitir que as Ericaceae colonizem solos inférteis e ácidos, onde elas são especialmente freqüentes. Tanto ascomicetos como basidiomicetos estão envolvidos em associações micorrízicas com as Ericaceae.

As micorrizas nas raízes de Ericaceae parecem funcionar principalmente no incremento da captura do nitrogênio, mais do que do fósforo, um fator de especial importância em solos ácidos. Elas parecem também aumentar a tolerância de algumas Ericaceae a metais pesados e tóxicos, sempre um risco em condições ácidas, sejam elas naturais ou associadas a chuvas.

Na natureza, sementes de orquídeas apenas germinam na presença do fungo adequado. Esta associação micorrízica é úni-

*N.T.: Atualmente fala-se em fungos micorrízicos arbusculares (MA), uma vez que todos os fungos desta associação obrigatoriamente formam arbúsculos, mas nem sempre vesículas.



12.39
Secção transversal de raiz ectomicorrizada de Pinus. *As hifas do fungo formam um manto ao redor da raiz e também penetram entre as células corticais, onde formam a característica rede de Hartig.*

12.40
Raízes silicificadas de uma gimnosperma do Triássico, na Antártida, mostrando arbúsculos bem desenvolvidos. Endomicorrizas foram reveladas em plantas primitivas fossilizadas.

ca, na qual o fungo, que é interno, também supre o hospedeiro com carbono, pelo menos enquanto plântula. Os fungos que participam de tais associações geralmente são basidiomicetos, com mais de 100 espécies envolvidas.

AS MICORRIZAS E A HISTÓRIA DAS PLANTAS VASCULARES

O estudo dos fósseis das plantas primitivas tem revelado que as associações endomicorrízicas foram tão freqüentes quanto o são em suas descendentes contemporâneas (Fig. 12.40). Esses achados levaram K. A. Pirozynski e D. W. Malloch a sugerirem que a evolução das associações micorrízicas foram um passo crítico que favoreceu a colonização da terra pelas plantas. Dado o pobre desenvolvimento dos solos disponíveis à época das primeiras colonizações, o papel dos fungos micorrízicos (provavelmente zigomicetos) deve ter sido de crucial significado, particularmente facilitando a tomada de fósforo e outros nutrientes. Relação similar tem sido demonstrada entre plantas contemporâneas colonizando solos extremamente pobres em nutrientes, tais como áreas de mineração: os indivíduos com endomicorrizas têm melhores oportunidades de sobrevivência. Assim, deve ter sido não um único organismo, mas uma associação simbiótica de organismos, comparáveis aos liquens, os seres que inicialmente invadiram a terra firme.

Resumo

Fungos, juntamente com as bactérias heterotróficas, são os principais decompositores da biosfera, quebrando os produtos orgânicos e reciclando carbono, nitrogênio e outros compostos do solo e do ar. Fungos são organismos não fotossintetizantes que crescem rapidamente e, caracteristicamente, formam filamentos chamados hifas, as quais podem ser septadas ou asseptadas. Na maioria dos fungos as hifas são grandemente ramificadas, formando um micélio. Fungos parasitas geralmente têm hifa especializada (haustório) por intermédio da qual extraem carbono orgânico das células vivas de outros organismos.

Os fungos, em sua maioria terrestres, reproduzem-se por meio de esporos, os quais usualmente têm dispersão pelo vento. Células móveis não são formadas em nenhum estágio de seu ciclo de vida. O glicogênio é o polissacarídeo primário de reserva. O componente principal da parede dos fungos é a quitina.

A maioria dos fungos é sapróbia, isto é, eles vivem na matéria orgânica em decomposição. Muitos fungos são economicamente importantes para o homem como destruidores de alimentos estocados e outros materiais orgânicos. O reino também inclui as leveduras, *Penicillium* e outros produtores de antibióticos, fermentadores de queijos e cogumelos comestíveis.

Os zigomicetos (divisão Zygomycota) em sua maioria têm micélio cenocítico. Seus esporos assexuados geralmente são formados em esporângios — estruturas saculiformes nas quais todo o conteúdo se converte em esporos. Os zigomicetos têm tal denominação porque formam zigosporângios durante sua reprodução sexuada.

A divisão Ascomycota, cujos membros são comumente denominados ascomicetos, tem cerca de 30.000 espécies, mais do que qualquer outro grupo de fungo. A característica distintiva é o asco — estrutura saculiforme na qual são formados esporos de origem meiótica, conhecidos como ascosporos. No ciclo

de vida de um ascomiceto, os protoplastos dos gametângios masculino e feminino se fundem e o gametângio feminino produz uma hifa especializada, que é dicariótica (cada compartimento contém um par de núcleos haplóides). O asco se forma no ápice da hifa dicariótica. Os ascosporos são em geral explosivamente liberados.* O asco é encontrado dentro de uma estrutura complexa produtora de esporos, chamada ascoma (antigamente conhecida como ascocarpo). Tipicamente, os ascomicetos formam esporos assexuados conhecidos como conídios. Leveduras são ascomicetos unicelulares nas quais a reprodução assexuada ocorre por brotamento, um tipo de formação de conídios. Reprodução sexuada ocorre com a formação de asco não envolvido por uma estrutura protetora dos esporos.

Um grupo artificial de fungos — Deuteromycota — inclui milhares de espécies sem ciclo de reprodução sexuada conhecida. A maioria desses deuteromicetos são ascomicetos, mas alguns são basidiomicetos.

Os liquens são parcerias simbióticas entre ascomicetos (e poucos basidiomicetos) e/ou algas verdes e cianobactérias. O fungo obtém seus alimentos de seus parceiros fotossintetizantes, rodeando-os com hifas e com a penetração em suas células. Um líquen é morfológica e fisiologicamente diferente de qualquer um dos dois organismos isoladamente. A habilidade do líquen em sobreviver sob condições ambientais adversas está relacionada à sua capacidade em suportar dessecação e permanecer em estado de dormência enquanto seco.

A divisão Basidiomycota, cujos membros são chamados basidiomicetos, inclui a maioria dos fungos macroscópicos e mais familiares. Inclui os cogumelos, *puffballs*, orelhas-de-pau e outros, bem como as ferrugens e os carvões, estes importantes fitopatógenos. A característica distintiva dos basidiomicetos é a produção do basídio. Como o asco, o basídio é produzido no ápice de uma hifa dicariótica, estrutura na qual ocorre a meiose. Cada basídio tipicamente produz quatro basidiosporos e este é o principal meio de reprodução dos basidiomicetos. Os basidiosporos diferem dos ascosporos pelo fato de os primeiros serem formados externamente ao basídio e, como os ascosporos, também são explosivamente liberados do basídio, na maturidade.**

Na classe Hymenomycetes (que inclui os cogumelos com lamelas) e Gasteromycetes (que contém os *puffballs* e outros relacionados), o basídio está incorporado em uma complexa estrutura produtora de esporos, chamada basidioma (antigamente chamado basidiocarpo). Os basídios nos Hymenomycetes ocorrem externamente, geralmente em lamelas ou tubos; estes se abrem por poros. Os basídios em Gasteromycetes nascem internamente pelo menos em parte de seu desenvolvimento. Os membros da classe Teliomycetes, as ferrugens e os carvões, não formam basidioma; eles têm basídios septados, assim como os fungos gelatinosos (membros da classe Hymenomycetes). Gasteromycetes e Hymenomycetes, ao contrário dos fungos gelatinosos, não formam basídios septados.

As micorrizas — associações simbióticas entre raízes de plantas e fungos — caracterizam-se pela ocorrência em quase todas as famílias de plantas. As endomicorrizas, nas quais os fungos particularmente são zigomicetos, ocorrem em cerca de 80% de todos os tipos de plantas vasculares. Em tais associações, o fungo penetra nas células corticais da planta hospedeira. No segundo mais representativo tipo de associação micorrízica, a ectomicorriza, o fungo não penetra na célula da planta hospedeira, mas forma uma camada feltrosa sobre suas raízes e uma rede ao redor das células corticais. A maioria dos basidiomicetos e também alguns ascomicetos estão envolvidos nas associações ectomicorrízicas. As associações micorrízicas são importantes para a obtenção de fósforo e outros nutrientes para as plantas e no fornecimento de carbono orgânico para os fungos. Tais associações foram características das primeiras plantas que conquistaram o ambiente terrestre.

*N.T.: Os ascosporos nem sempre são explosivamente liberados. Há grupos cuja liberação de esporos ocorre de modo passivo, como os Plectomycetes.
**N.T.: Os basidiosporos são explosivamente liberados, mas não pelo mesmo mecanismo que ocorre nos ascomicetos.

Sugestão para Leituras Adicionais

Ahmadjian, Vernon, and Surindar Paracer: *Symbiosis: An Introduction to Biological Associations*, University Press of New England, Hanover, N.H., 1986.

Notáveis considerações sobre os liquens e outras associações simbióticas, importantes para a compreensão da biologia.

Ayres, Peter, and Nigel Paul: "Weeding with Fungi," *New Scientist*, September 1, 1990, pages 36-39.

Herbicidas isolados de fungos, que podem devastar as ervas daninhas, seriam ideais para controlá-las.

Bessette, Alan, and Walter J. Sundberg: *A Quick Reference Guide to the Mushrooms of North America*, Macmillan Publishing Company, New York, 1987.*

Um bom guia de campo, ilustrado com fotografias dos cogumelos mais comuns encontrados na América do Norte.

Carefoot, G.L., and E.R. Sprott: *Famine on the Wind, Man's Battle Against Plant Disease*, Rand McNally & Company, Skokie, Ill., 1967.

Considerações importantes com relação a doenças causadas por fungos, as quais influenciaram a história de muitos países.

Christensen, Clyde M.: *Molds, Mushrooms and Mycotoxins*, University of Minnesota Press, Minneapolis, 1975.

Uma obra empenhada em explicar a importância dos fungos para o homem.

Cooke, W.B.: *The Fungi of Our Mouldy Earth*, Beihefte zur Nova Hedwigia, heft 85, J. Cramer, Berlin, 1986.

Excelentes explicações sobre as características dos fungos, incluindo capítulos sobre coleta, preparação, isolamento e identificação.

Hale, Mason E.: *The Biology of Lichens*, 3d ed., University Park Press, Baltimore, Md., 1983.

Um notável e conciso compêndio sobre todos os aspectos da morfologia, fisiologia, sistemática, ecologia, importância econômica e aplicações dos liquens.

Hawksworth, D.L., B.C. Sutton, and G.C. Ainsworth: *Ainsworth & Bisby's Dictionary of the Fungi*, 7th ed., Commonwealth Mycological Institute, Kew, Surrey, England, 1983.

Uma obra com todos os nomes genéricos e níveis mais elevados de classificação usados para os fungos; muito útil como obra de referência.

Kendrick, Bryce: *The Fifth Kingdom*, Mycologue Publications, 331 Daleview Place, Waterloo, Ontario, Canada N21 5M5, 1985.*

Muito bem escrito e compreensivo, constitui obra fascinante e um guia abordando todos os aspectos da biologia dos fungos.

McKnight, Kent H., and Vera B. McKnight: *A Field Guide to Mushrooms of North America*, Peterson Field Guide Series, Houghton Mifflin Company, Boston, 1987.*

Guia bem ilustrado, incluindo espécies comuns e comestíveis encontradas na América do Norte.

Matossian, Mary K.: *Poisons of the Past: Molds, Epidemics, and History*, Yale University Press, New Haven, Conn., 1989.

Relatos originais sobre os efeitos tóxicos dos alimentos contaminados por fungos no passado.

"Microbes for Hire," *Science 85*, July/August 1985.

Série de artigos sobre possibilidades de uso dos microrganismos para fins industriais, incluindo leveduras e outros fungos.

Pirozynski, K.A., and D.L. Hawksworth, eds.: *Coevolution of Fungi with Plants and Animals,* Academic Press, Inc., San Diego, 1988.

Uma excelente coletânea de artigos sobre todos os aspectos da simbiose com fungos e sua co-evolução.

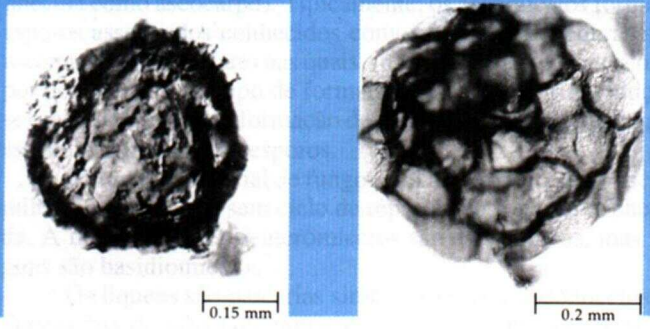
Smith, D.C., and A.E. Douglas: *The Biology of Symbiosis*, Edward Arnold, Baltimore, Md., 1987.*

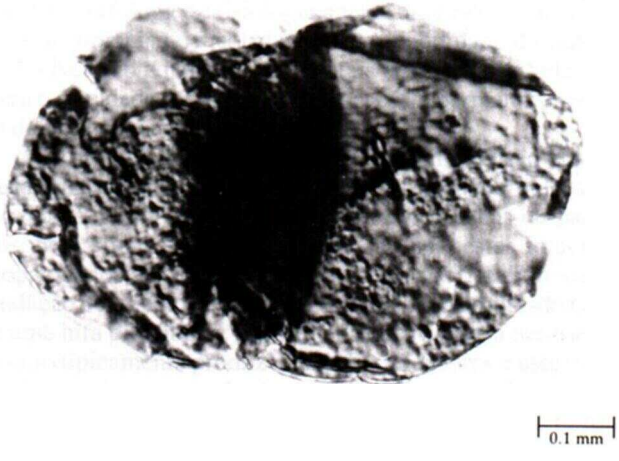
Uma obra enfocando a simbiose, incluindo alguns capítulos dedicados às relações simbióticas envolvendo os fungos.

*Disponível em brochura.

CAPÍTULO 13

Protista I: "Fungos"* Aquáticos, Organismos Pseudoplasmodiais,** Mixomicetos,** Quitrídias e Algas Unicelulares





13.1
Três tipos bem diferentes de acritarcas ocorreram juntos há cerca de 700 milhões de anos em mares que atualmente constituem a região do Grand Canyon, no Arizona. Acritarcas, que apareceram primeiro nos registros fósseis datados de 1,5 bilhão de anos atrás, eram evidentemente eucariontes, como indicado pelos seus tamanhos e pela complexidade de suas paredes celulares. Durante centenas de milhões de anos estes organismos, juntamente com algumas sementes fósseis, parecem ter sido os únicos eucariontes. Acritarcas, que eram muito diversificados, foram provavelmente autotróficos planctônicos. Alguns eram bastante semelhantes a esporos de resistência de dinoflagelados (ver mais adiante), enquanto outros assemelhavam-se a certas algas verdes.

Os eucariontes foram encontrados em registros fósseis datados de cerca de 1,5 bilhão de anos atrás (Fig. 13.1); nessa época, a existência de bactérias já era conhecida por mais de 2 bilhões de anos. Durante centenas de milhões de anos, todos os eucariontes eram unicelulares. Os primeiros fósseis conhecidos de eucariontes multicelulares têm pelo menos 800 milhões de anos, embora a existência de organismos multicelulares seja indicada por algo semelhante a túneis de vermes datados de cerca de 700 milhões de anos. Durante pelo menos 800 milhões de anos de sua existência na terra, todos os eucariontes eram membros do grupo que hoje é conhecido como Reino Protista.

Muitas linhas evolutivas de organismos multicelulares originaram-se de um ancestral eucariótico unicelular, e existem membros multicelulares em quase todas as divisões de protistas. Quatro destes grupos, total ou parcialmente multicelulares, são fotossintetizantes. Dentre eles, as plantas, que surgiram das algas verdes multicelulares, são tão distintas que são tratadas como um reino separado (Reino Vegetal) e discutidas nos Caps. 15 a 19. Os três grupos restantes, as algas verdes, pardas e vermelhas, que não estão diretamente relacionadas umas com as outras, são colocadas em divisões separadas no Reino Protista e abordadas no Cap. 14. Neste capítulo, descrevemos as sete divisões de protistas, predominantemente unicelulares, que no passado eram tratadas como plantas ou fungos — "fungos" aquáticos, organismos pseudoplasmodiais, mixomicetos, quitrídias e algas unicelulares. Aqueles grupos de protistas que tradicionalmente são considerados apenas como protozoários, tais como ciliados e amebas, não estão incluídos neste livro, já que não são estudados pelos botânicos.

Das sete divisões de protistas discutidas neste capítulo, quatro consistem em organismos heterotróficos. Eles são tradicionalmente estudados pelos *micólogos*. Atualmente, a maioria dos cientistas interpreta as evidências disponíveis como indicação de que não há relação direta entre estes protistas heterotróficos e os

*N.T.: No sistema de classificação adotado neste livro, estes organismos não são considerados fungos verdadeiros e, por isso, serão sempre mencionados entre aspas.

**N.T.: O termo *slime molds*, usado no original, compreende dois grupos distintos de organismos, um que forma pseudoplasmódios e outro, plasmódios verdadeiros (mixomicetos).

fungos. Contudo, eles continuam a ser descritos pela terminologia usada para fungos. Por exemplo, estes organismos são chamados "bolores", uma palavra tradicionalmente usada para alguns fungos, e seus filamentos são denominados hifas, como nos fungos.

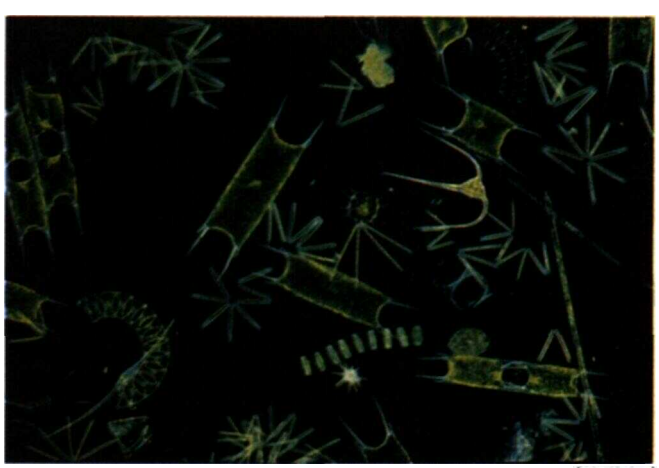
As outras três divisões abordadas neste capítulo, junto com as três divisões discutidas no capítulo seguinte, consistem principalmente em organismos fotossintetizantes. Eles são estudados pelos *ficólogos* e também pelos *protozoólogos*.

Até recentemente, havia poucas evidências disponíveis para indicar uma relação evolutiva direta entre quaisquer destas 10 divisões do Reino Protista discutidas neste livro. Entretanto, poucos anos atrás, comparações de bases seqüenciais em ácidos nucléicos, tais como DNA de cloroplasto, começaram a evidenciar tais relações. Em geral, as divisões aqui incluídas estão unidas por sua estrutura eucariótica básica e pela falta de características distintivas entre elas e as plantas, animais e fungos.

Ecologia de Protistas Unicelulares

Em todos os corpos d'água, diminutas células fotossintetizantes e pequenos animais ocorrem suspensos na massa d'água como **plâncton** (palavra grega que significa "errante"). As algas planctônicas e as cianobactérias, que juntas constituem o **fitoplâncton,** são o início da cadeia alimentar para os organismos heterotróficos que vivem nos oceanos e corpos d'água doce. O fitoplâncton, constituinte fotossintetizante do plâncton, é geralmente composto por organismos unicelulares. Alguns destes são muito simples na aparência, enquanto outros têm formas intrincadas e delicadamente detalhadas que às vezes estão reunidas em colônias ou filamentos (Fig. 13.2). Os menores componentes do fitoplâncton, o **nanoplâncton,** são tão pequenos que normalmente passam através da rede de plâncton com malha de 40 a 76 micrômetros de abertura. O nanoplâncton inclui algas e cianobactérias; estes organismos são extraordinariamente abundantes e importantíssimos para a produtividade marinha e de águas continentais.

O plâncton heterotrófico, o **zooplâncton,** constitui-se principalmente de pequenos crustáceos, larvas de animais de diferentes grupos, muitos protistas heterotróficos e bactérias. No mar, a maioria dos peixes pequenos e também alguns maiores, bem como a maioria das grandes baleias, alimentam-se do plâncton. Assim, o "grande campo do mar", como o fitoplâncton é algumas vezes chamado, pode ser comparado aos campos da terra, servindo como fonte de alimento para os organismos heterotróficos.



13.2
Fitoplâncton marinho; os organismos mostrados aqui são dinoflagelados e diatomáceas filamentosas e unicelulares.

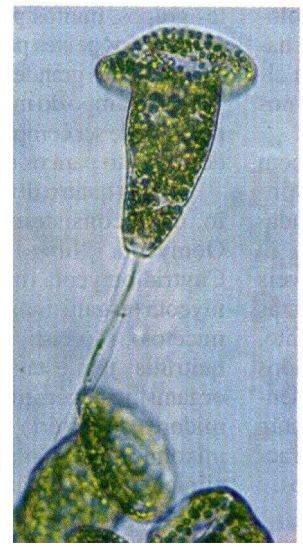
Das quatro divisões heterotróficas discutidas neste capítulo, duas consistem basicamente em organismos aquáticos: Oomycota ("fungos" aquáticos e organismos relacionados) e Chytridiomycota (quitrídias). As outras duas divisões, Acrasiomycota (organismos pseudoplasmodiais) e Myxomycota (mixomicetos), são basicamente terrestres. Os "fungos" aquáticos e quitrídias têm estágios flagelados em seus ciclos de vida; estes organismos ocorrem como parasitas ou como sapróbios consumidores de matéria orgânica derivada de outros organismos. Os mixomicetos e os organismos pseudoplasmodiais, por outro lado, alimentam-se ativamente de bactérias e pequenos pedaços de restos orgânicos. Os organismos "mais semelhantes a animais", incluídos neste livro, são os mixomicetos convencionalmente conhecidos pelos zoólogos como protozoários.

Simbiose e a Origem do Cloroplasto

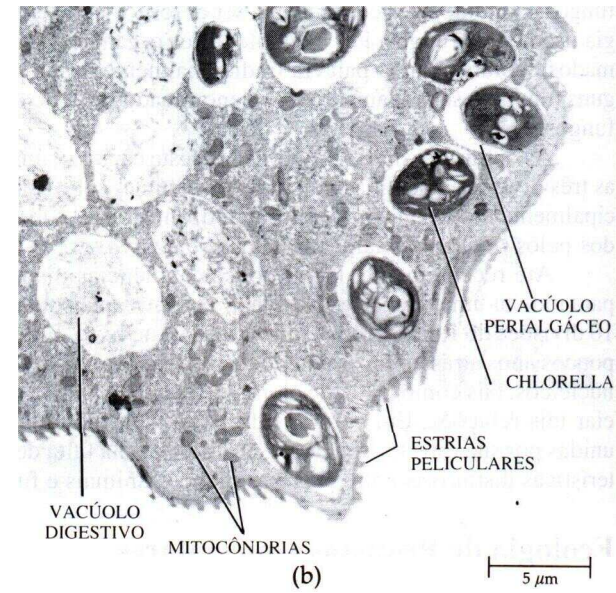
Em todos os organismos que produzem oxigênio durante a fotossíntese (cianobactérias, algas eucarióticas e plantas) a clorofila *a* está envolvida no processo. A clorofila *a* é encontrada nos cloroplastos de todos estes organismos, exceto cianobactérias, nas quais os cloroplastos estão ausentes. A semelhança dos cloroplastos destes vários grupos autotróficos sugere uma origem comum, mas diferem tanto em suas características, que não poderiam ter se originado de uma só relação simbiótica (Cap. 2). Em outras palavras, os grupos autotróficos não estão diretamente relacionados uns com os outros.

A facilidade e a freqüência com que as relações simbióticas ocorrem podem ser vistas numa grande variedade de relações que ocorrem atualmente. Os exemplos atuais incluem simbioses de algas com invertebrados, com fungos (principalmente em liquens), com outras algas, com vertebrados, com hepáticas e com algumas espécies de plantas vasculares (nestes casos as algas crescem em cavidades nos caules, pecíolos e folhas). Entre os invertebrados, por exemplo, 150 gêneros pertencentes a oito diferentes filos são conhecidos como tendo algas simbiontes crescendo em suas células (Fig. 13.3). Dinoflagelados simbiontes são responsáveis por grande parte da produtividade dos recifes de corais e outras associações simbióticas igualmente importantes do ponto de vista ecológico.

Protistas fotossintetizantes são tradicionalmente mencionados como relacionados uns com os outros; apenas recentemente se constatou que a habilidade comum de produzir alimento havia sido adquirida principalmente através de eventos evolutivos independentes. Por esta razão, outros organismos autotróficos, além das plantas, têm sido agrupados como "algas" junto com eucariontes heterotróficos filamentosos considerados "fungos" e eucariontes heterotróficos não filamentosos considerados "protozoários". Entretanto, os membros desses grupos não estão necessariamente relacionados. Algumas algas estão mais próximas de alguns protozoários do que de outras algas e vice-versa. Por exemplo, as euglenofíceas são virtualmente idênticas a alguns protozoários conhecidos como Zoomastigota (filo Zoomastigina), mas muitas euglenofíceas são fotossintetizantes com cloroplastos muito semelhantes àqueles de al-



(a)



(b)

13.3
A alga simbionte, uma alga verde unicelular denominada Chlorella, *é discutida mais detalhadamente no Cap. 14.* (a) *Cada célula em forma de sino do protozoário* Vorticella *contém numerosas células da alga simbionte.* (b) *Elétron-micrografia de* Vorticella *contendo células de* Chlorella. *Cada célula da alga é encontrada num vacúolo separado (vacúolo perialgáceo), envolvido por uma membrana única. O protozoário fornece proteção e abrigo à alga, enquanto esta provavelmente produz um carboidrato que serve como alimento para a célula hospedeira.*

gas verdes. Os ancestrais das euglenofíceas aparentemente adquiriram estes cloroplastos ingerindo algas verdes, um grupo que não está diretamente relacionado a elas. Os cloroplastos euglenoidinos estão circundados por três membranas, enquanto aqueles das algas verdes possuem apenas duas; a membrana externa dos cloroplastos euglenoidinos representa, evidentemente, a membrana plasmática das algas verdes que originalmente foram ingeridas pelas euglenofíceas. Outros grupos de protistas, tais como dinoflagelados, aparentemente também adquiriram seus cloroplastos desta maneira.

Características das Divisões

Os protistas heterotróficos considerados neste livro (quatro divisões) são altamente diversificados. Chytridiomycota (quitrídias) e Oomycota (oomicetos) têm hifas cenocíticas (multinucleadas e sem septos) que podem ser longas e bastante ramificadas em alguns oomicetos. Os oomicetos produzem esporos assexuais móveis (zoósporos) com dois flagelos, um penado (= pinado) e outro liso (ver Fig. 2.22); os flagelos podem ser ambos laterais ou ambos apicais. Os zoósporos das quitrídias, ao contrário, têm um só flagelo liso e posterior. Os mixomicetos passam a maior parte de suas fases não-reprodutivas como massas móveis de citoplasma chamadas plasmódios ou como massas encistadas que funcionam como um meio de resistência à seca. Os Acrasiomycota são organismos semelhantes a amebas e não formam células flageladas em nenhum estágio de seu ciclo de vida. As principais características das divisões heterotróficas e autotróficas de protistas, discutidas neste livro (incluindo aquelas do Cap. 14), estão sumarizadas no Quadro 13.1.

As divisões autotróficas de protistas também diferem bastante umas das outras na natureza de seus flagelos e em suas características bioquímicas, tais como pigmentação, substância de reserva e componentes da parede celular. Os nomes de algumas destas divisões são derivados da cor dos pigmentos acessórios predominantes que mascaram a cor verde-grama das clorofilas. Pigmentos acessórios contribuem com energia absorvida da luz, principalmente para o fotossistema II. Estes organismos possuem uma rica diversidade de substâncias de reserva, sendo que a maioria produz distintos carboidratos, além de lipídios. Refletindo o ancestral heterotrófico destas divisões, há alguns gêneros de crisofíceas, de dinoflagelados e de euglenofíceas que normalmente ingerem partículas sólidas como alimento, exatamente como fazem os membros de muitas divisões que não adquiriram cloroplastos simbioticamente durante o curso da evolução.

Diferentes grupos de protistas acumulam grande variedade de carboidratos e lipídios através da fotossíntese. Protistas heterotróficos estocam seus alimentos como glicogênio, como fazem fungos e animais. Em algas verdes, o amido é a substância de reserva; ele acumula-se nos cloroplastos como nas plantas superiores que são derivadas das algas verdes; nos membros de todas as outras divisões, as substâncias de reserva são acumuladas no citoplasma, fora dos cloroplastos. Nos dinoflagelados, a substância de reserva é amido; nas algas vermelhas é o **amido das florídeas**, uma molécula diferente que se assemelha à porção amilopectina do amido verdadeiro mas está mais próxima do glicogênio que do amido. Nas algas pardas, a substância de reserva é outro polissacarídeo que contém glicose, a **laminarina**, a qual tem ligações entre as unidades de glicose, diferentes das ligações do amido. Nas crisofíceas, a principal substância de reserva é a **crisolaminarina**. Muitas algas pardas também estocam manitol, um álcool derivado do açúcar manose. As euglenofíceas sintetizam paramido, um polissacarídeo com configuração helicoidal; neste aspecto, elas diferem grandemente de todas as outras divisões.

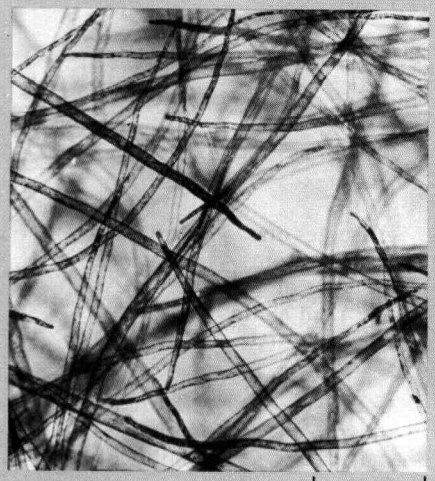
Divisão Oomycota

A divisão Oomycota, com cerca de 580 espécies, é o grupo que inclui os oomicetos. As paredes celulares destes organismos são basicamente compostas de celulose ou polímeros semelhantes a ela, diferindo marcadamente das paredes de quitina dos fungos. Os cromossomos dos oomicetos se parecem com aqueles da maioria dos outros eucariontes e diferem grandemente dos cromossomos bastante condensados encontrados nos fungos. Mitose e meiose parecem ser semelhantes às dos outros eucariontes; os centríolos estão presentes. Por estas razões, os bióio-

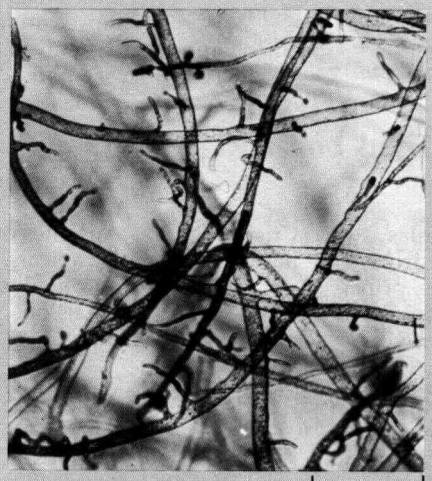
Controle Hormonal da Sexualidade em *Achlya Ambisexualis*

Achlya ambisexualis é um "fungo" aquático heterotálico; produz estruturas sexuadas masculinas e femininas em indivíduos diferentes. John R. Raper, da Universidade de Harvard, estudou o controle hormonal da sexualidade nesses organismos. As hifas femininas secretam uma substância que induz o desenvolvimento inicial dos anterídios nas hifas do organismo masculino. (a) Aspecto das hifas indiferenciadas antes da adição dessa substância — caracterizada e denominada anteridiol por Alma Barksdale, do The New York Botanical Garden. (b) Ramificações anteridiais produzidas duas horas após a adição de anteridiol cristalino. (c) Ramificações anteridiais crescendo ao redor de uma partícula plástica contendo anteridiol.

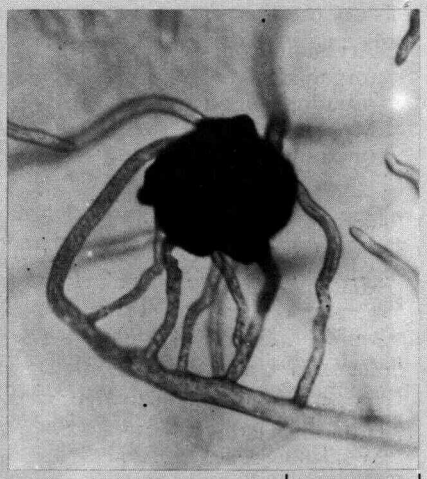
Após o aparecimento dos primórdios anteridiais, o organismo masculino secreta seu próprio hormônio, chamado oogoniol, que induz a formação dos oogônios nas hifas dos organismos femininos. Com o aparecimento dos oogônios jovens, as hifas anteridiais são atraídas para eles, tornando-se maduras. Raper atribuiu esta última resposta a uma substância que chamou de "hormônio C", presumivelmente secretado pelo organismo feminino, mas pesquisas subseqüentes sugeriram que o anteridiol desencadeia essa reação. Depois da formação dos anterídios, há uma resposta diferenciada nos oogônios, possivelmente induzida por hormônio, que leva à maturação do oogônio e dos gametas femininos (oosferas). Assim, mesmo nos protistas, a reprodução sexuada pode envolver uma seqüência de eventos altamente coordenada e controlada por hormônios.



(a) 25 μm



(b) 25 μm



(c) 100 μm

gos têm rejeitado a tradicional ligação dos oomicetos com fungos; os dois grupos parecem não estar diretamente relacionados. Os oomicetos variam desde unicelulares até formas altamente ramificadas, cenocíticas e filamentosas.

A maioria das espécies de oomicetos pode reproduzir-se sexuada ou assexuadamente. A reprodução sexuada é oogâmica e envolve um **oogônio** que contém de uma até muitas oosferas e um **anterídio** contendo núcleos masculinos (Fig. 13.4). A fecundação resulta na formação de um zigoto com parede espessa, o **oósporo**, que funciona como um esporo de resistência; o oósporo é a estrutura que dá nome a esta divisão. Como mencionado anteriormente, reprodução assexuada entre os oomicetos é feita por meio de zoósporos que têm dois flagelos, um penado e outro liso.

Os "fungos"* aquáticos constituem um grande grupo da divisão Oomycota. São muito abundantes em água doce e muito fáceis de serem isolados. Muitos destes organismos são sapróbios, mas alguns são parasitas, incluindo espécies que causam doenças em peixes e em seus ovos.

Em alguns "fungos" aquáticos, tais como *Saprolegnia* (Fig. 13.5), a reprodução sexuada pode ocorrer, com as estruturas sexuais masculinas e femininas sendo formadas no mesmo indivíduo; em outras palavras, estes "fungos" aquáticos são **homotálicos**. Outros, como algumas espécies de *Achlya* (Fig. 13.4), são *heterotálicos*, isto é, estruturas sexuais masculinas e femininas são formadas em diferentes indivíduos ou, se são formadas num mesmo indivíduo, a autofecundação não ocorre. Tanto *Saprolegnia* como *Achlya* podem reproduzir-se sexuada e assexuadamente.

Um outro grupo de oomicetos é essencialmente terrestre, apesar de alguns representantes formarem zoósporos móveis quando há disponibilidade de água. Entre estes — os Peronosporales —, existem vários que são economicamente muito importantes. Como mencionado pelo notável micólogo C. J. Alexopoulos, pelo menos dois destes têm papel importantíssimo na história econômica do homem.

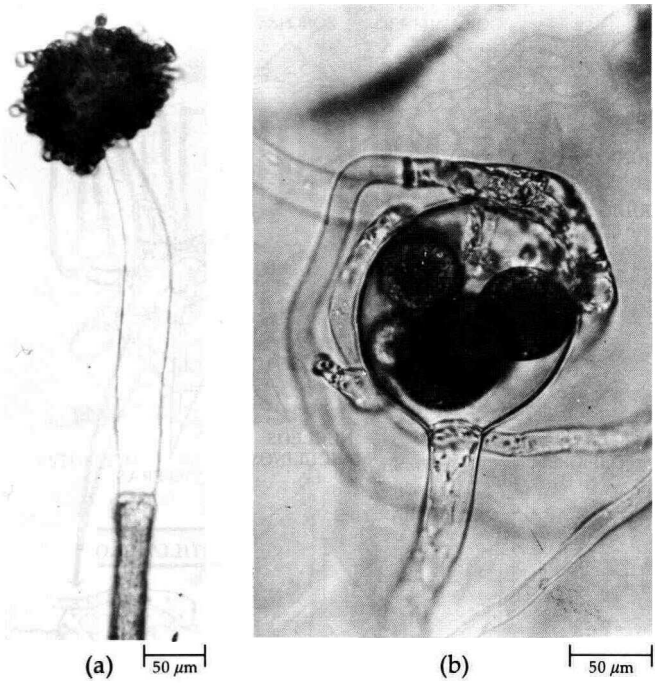
Um deles é *Plasmopara viticola*, que causa o míldio da videira. O míldio foi acidentalmente introduzido na França, no final de 1870, em estoques de uva originados dos EUA, importados por causa de sua resistência a outras doenças. O míldio logo ameaçou toda a indústria francesa de vinho. Isto foi finalmente controlado pela combinação de um pouco de boa sorte e um pouco de observações habilidosas. Os proprietários de vinhedos nas proximidades de Medoc habitualmente colocavam uma mistura desagradável de sulfato de cobre e cal sobre as videiras, ao longo

*N.T.: A classificação adotada neste livro não considera esses organismos fungos verdadeiros; porém, o termo "fungo" aquático é comumente utilizado para o grupo.

Quadro 13.1 *Resumo comparativo das características das 10 divisões de protista*

Divisões Divisões	Número de de Espécies	Pigmentos Fotossintéticos	Substâncias de Reserva	Flagelos Flagelos	Componentes da Parede Celular	Habitat
Oomycota ("fungos" aquáticos)	580	Ausentes	Glicogênio	2:1 liso e 1 pinado; somente nas células reprodutivas	Celulose	Aquático ou dependente da água
Chytridiomycota (quitrídias)	575	Ausentes	Glicogênio	1 posterior, liso; somente em células reprodutivas	Quitina e outros polímeros	Marinho ou de de água continental
Acrasiomycota (organismos pseudoplasmodiais)	70	Ausentes	Glicogênio	Ausentes (são amebóides)	Celulose	Terrestre
Myxomycota (mixomicetos)	500	Ausentes	Glicogênio	2 lisos; somente em células reprodutivas	Ausentes	Terrestre
Chrysophyta (crisofíceas e diatomáceas)	6.700	Clorofilas *a* e *c*; carotenóides, principalmente fucoxantina	Crisolaminarina	Ausentes ou 1-2 apicais, lisos ou pinados, iguais ou desiguais	Ausentes ou celulose, com escamas de sílica em alguns; sílica em diatomáceas	Marinho e água continental
Pyrrhophyta (dinoflagelados)	2.100	Clorofilas *a* e *c*; carotenóides, principalmente peridinina	Amido	Ausentes ou 2 laterais, pinados	Celulose e outros materiais	Marinho e água continental
Euglenophyta (euglenófitas)	1.000	Clorofilas *a* e *b*; carotenóides	Paramido	1 (até 3) apical, pinado	Sem parede celular; tem geralmente uma película protéica	Geralmente de água continental
*Rhodophyta (algas vermelhas)	4.000	Clorofila *a*, ficobilinas, carotenóides	Amido das florídeas	Ausentes	Galactonas sulfatadas, celulose, carbonato de cálcio em muitas	Marinho, apenas algumas de águas continentais; muitas espécies tropicais
*Phaeophyta (algas pardas)	1.500	Clorofilas *a* e *c*; carotenóides, principalmente fucoxantina	Laminarina, manitol	2, laterais; 1 pinado, dirigido para frente e outro liso voltado para trás; somente em células reprodutivas	Matriz celulósica com ácidos algínicos (polissacarídeos)	Predominantemente marinho; abundantes em águas oceânicas frias
*Chlorophyta (algas verdes)	7.000	Clorofilas *a* e *b*; carotenóides	Amido	Ausentes ou 2 (ou mais), apicais ou laterais, iguais, lisos	Polissacarídeos, algumas vezes celulose	Marinho e de água continental

*Divisões compostas totalmente ou quase por organismos multicelulares, discutidas no Cap. 14.



13.4
Achlya ambisexualis, *um oomiceto que se reproduz sexuada e assexuadamente.*(a) *Zoosporângio vazio com zoósporos encistados em torno de sua abertura, uma característica de* Achlya. (b) *Estruturas sexuadas, mostrando tubos de fecundação partindo do anterídio, atravessando a parede do oogônio e alcançando as oosferas.*

das estradas, para evitar que as pessoas apanhassem as uvas. Um professor da Universidade de Bordeaux que estava estudando o problema do míldio notou que essas plantas permaneciam livres do sintoma da doença. Após discutir o problema com os viticultores, o professor preparou sua própria mistura química — a mistura de Bordeaux* — que se tornou disponível em 1882. A mistura de Bordeaux foi o primeiro produto químico utilizado no controle de uma doença de planta.

Outro membro economicamente importante deste grupo é o gênero *Phytophthora* (que significa "destruidor de planta"). *Phytophthora*, com cerca de 35 espécies, é um patógeno muito importante que causa destruição numa grande variedade de culturas, incluindo cacau, abacaxi, tomate, seringueira, mamão, cebola, morango, maçã, soja, fumo e citros. Um membro muito comum do gênero, *P. cinnamomi*, que ocorre no solo, tem destruído ou tornado improdutivos milhões de abacateiros no sul da Califórnia e em outras localidades. Também destruiu 10 mil hectares de eucalipto, para produção de madeira, na Austrália. Os zoósporos de *P. cinnamomi* são atraídos pelas plantas que infectam, por substâncias químicas exsudadas das raízes. Este oomiceto também produz esporos de resistência que podem sobreviver por até seis anos em solo úmido. Estão sendo feitos cruzamentos intensivos entre linhagens de abacate, bem como de outras culturas suscetíveis, a fim de produzir plantas resistentes a este oomiceto.

A espécie mais bem conhecida de *Phytophthora*, no entanto, é *P. infestans* (Fig. 13.6), causadora do crestamento tardio da batata, que ocasionou a quase total falta de batatas em 1846-1847 na Irlanda. A população da Irlanda, que se elevou de 4,5 milhões de habitantes em 1800 para cerca de 8,5 milhões em 1845, decresceu, como resultado dessa escassez, para 6,5 milhões de habitantes em 1851. Ao redor de 800 mil pessoas morreram de fome e um grande número emigrou, principalmente para os EUA. A produção inteira de batata irlandesa foi virtualmente destruída numa única semana do verão de 1846. Isto foi um desastre para os camponeses irlandeses, que dependiam quase que inteiramente da batata para sua alimentação, cada adulto consumindo entre 4 a 6 kg por dia — quantidade necessária para suprir as necessidades de proteína para a sobrevivência.

Outro membro desta divisão, *Peronospora hyoscyami*, devastou a produção de fumo nos EUA e Canadá em 1979, causando uma perda estimada de 1/4 de bilhão de dólares. Este "fungo" espalha-se pelo ar, através de esporos multinucleados. Epidemias tais como esta tornar-se-ão abundantes no futuro se a variabilidade genética da maioria das culturas se reduzir, um problema a ser tratado no Cap. 31.

Divisão Chytridiomycota

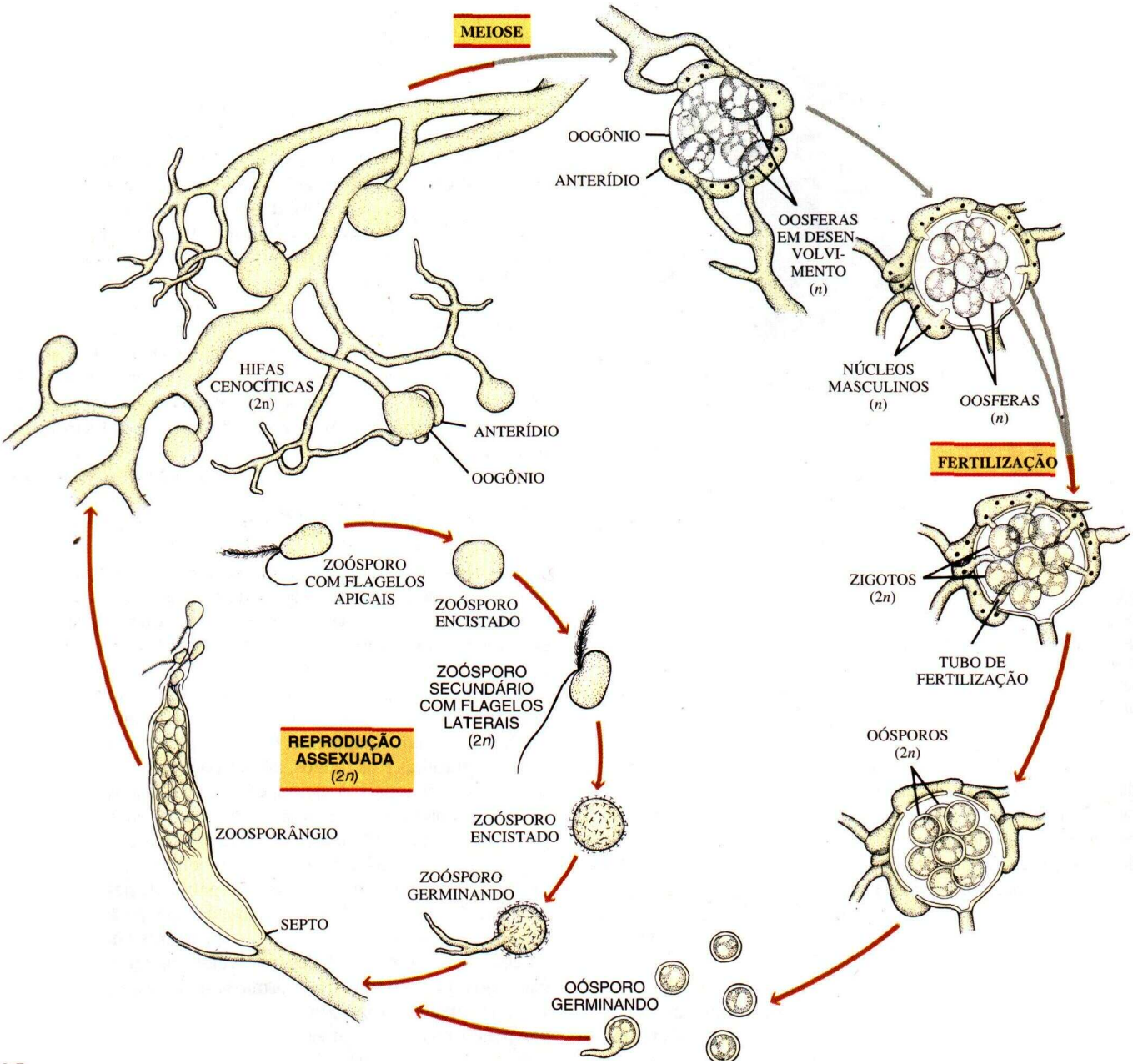
Os Chytridiomycota, ou quitrídias, grupo de protista predominantemente aquático, consiste aproximadamente em 575 espécies. Estes organismos exibem variações na forma, na natureza de suas interações sexuais e nos seus ciclos de vida. A parede celular de algumas quitrídias contém quitina, ainda que outros polímeros pos-sam estar presentes; alguns cientistas acreditam que as quitrídias devem ser o grupo do qual os fungos se originaram. Análises preliminares do rRNA indicam, igualmente, haver uma relação evolutiva direta entre as quitrídias e os fungos, apesar do assunto necessitar de investigações adicionais. A meiose e a mitose nas quitrídias lembram os mesmos processos que ocorrem em outros eucariontes e diferem, neste aspecto, fundamentalmente dos fungos.

Quase todas as quitrídias são cenocíticas, com poucos septos na maturidade. São distintas principalmente pelas células móveis características (zoósporos e gametas), que possuem um único flagelo liso e posterior. Algumas quitrídias são organismos unicelulares simples, não desenvolvendo micélio. Nestas, o organismo como um todo transforma-se numa estrutura reprodutiva no momento apropriado. Outras quitrídias têm rizóides finos que penetram no substrato e servem como âncora (Fig. 13.7). Algumas espécies são parasitas de algas, protozoários, oomicetos aquáticos e seus esporos, grãos de pólen ou outras partes das plantas; outras são sapróbias em tais substratos, bem como em insetos mortos.

Uma das quitrídias do gênero *Coelomomyces* é parasita obrigatório de larvas de mosquito e certas moscas. Este gênero exibe um ciclo de vida comparável àquele das ferrugens, no qual há uma alteração de hospedeiros entre pequenos crustáceos aquáticos conhecidos como copépodos e as larvas de mosquito. *Coelomomyces* está sendo investigado como um provável controlador biológico de mosquitos.

Outras quitrídias são muito mais complexas na sua estrutura e reprodução. Considere, por exemplo, o ciclo de vida no gênero *Allomyces*. Algumas espécies têm alternância de gerações isomórficas, como mostra a Fig. 13.8, enquanto em outras espécies a alternância de gerações é heteromórfica — os indivíduos haplóides e diplóides não se parecem entre si. A alternância de gerações é característica de plantas e de muitas algas mas é, por outro lado, encontrada somente em *Allomyces*, num outro gêne-

*N.T.: A mistura de Bordeaux é mais conhecida entre nós como calda bordalesa.

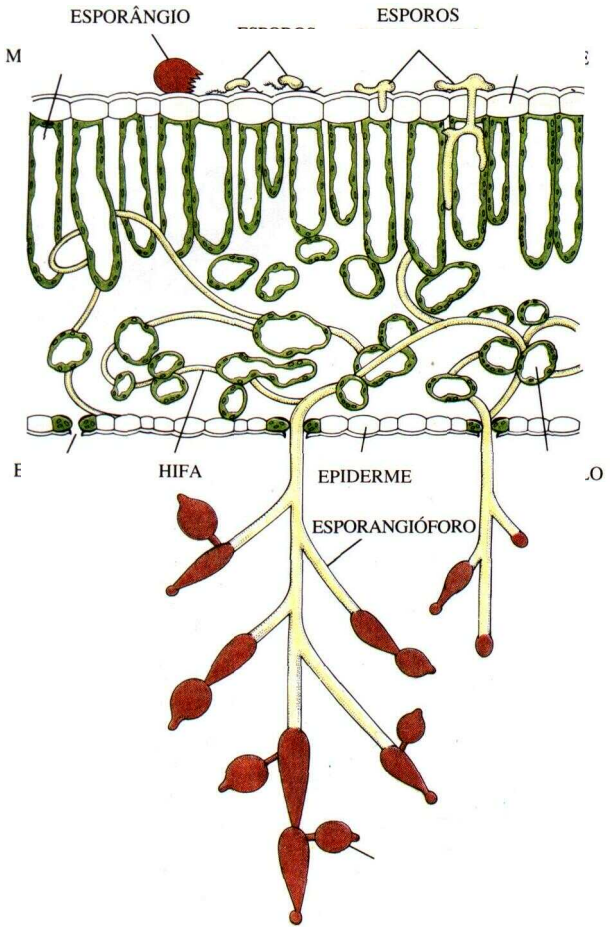


30.5
Ciclo de vida de Saprolegnia, *um oomiceto. O micélio deste "fungo" aquático é diplóide. A reprodução é principalmente assexuada. Zoósporos biflagelados, liberados do zoosporângio, nadam por um tempo e encistam. Cada um pode dar origem a um zoósporo secundário, que também encista e então germina produzindo um novo micélio. Durante a reprodução sexuada, oogônios e anterídios são formados sobre a mesma hifa, nesta espécie. A meiose ocorre dentro destas estruturas. Os oogônios são células alargadas dentro das quais muitas oosferas arredondadas são produzidas. Os anterídios desenvolvem-se a partir de extremidades de outros filamentos do mesmo indivíduo e produzem numerosos núcleos masculinos. No cruzamento, o anterídio cresce em direção ao oogônio e produz tubos de fertilização, os quais penetram no oogônio, como visto em* Achlya *na Fig. 13.4b. Os núcleos masculinos passam pelos tubos de fecundação, alcançam as oosferas e fundem-se com os núcleos femininos. Após cada fusão nuclear, um zigoto com parede espessa — o oósporo — é produzido. Na germinação, o oósporo produz hifas, as quais darão origem a zoosporângios, iniciando um novo ciclo.*

ro estreitamente relacionado às quitrídias (ver Fig. 10.10) e em outros poucos protistas heterotróficos não considerados neste livro. Em termos de seu ciclo de vida, morfologia e fisiologia, *Allomyces* é um dos protistas mais bem conhecidos; seu hormônio sexual tem sido intensivamente investigado.

Divisão Acrasiomycota

Os organismos pseudoplasmodiais — um grupo de aproximadamente 70 espécies e seis gêneros — são mais estreitamente relacionados às amebas (filo Rhizopoda) do que a qualquer outro grupo.



13.6
Phytophthora infestans, *o causador do crestamento tardio da batata. As células das folhas da batata são mostradas em verde. Na presença de água e baixa temperatura, zoósporos são liberados dos zoosporângios e nadam para locais de germinação (como mostrado aqui) ou os zoosporângios germinam diretamente através de tubos de germinação.*

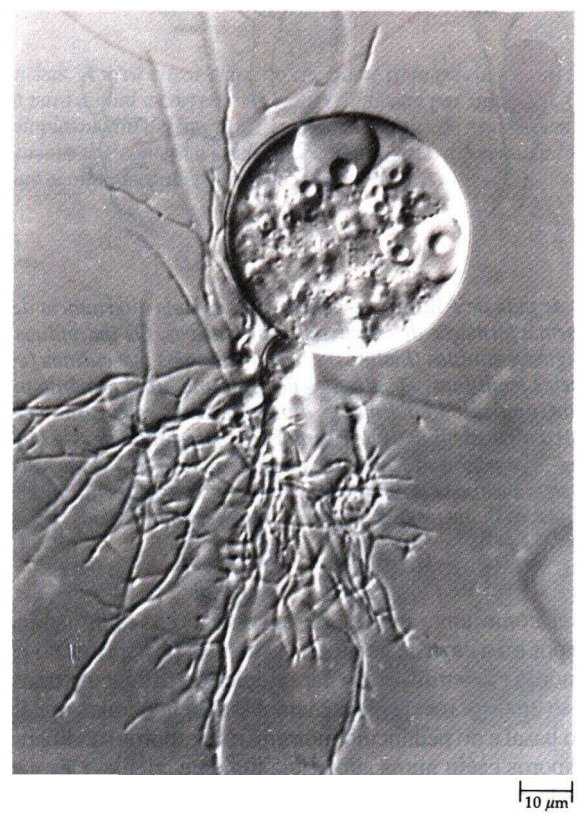
Estes organismos são comuns em solos ricos em húmus, onde eles geralmente estão na forma amebóide livre, as **mixamebas.** Estas mixamebas alimentam-se de bactérias, englobando-as (ver Fig. 4.12). Diferentemente dos fungos, com os quais eles já foram agrupados, os organismos pseudoplasmodiais têm parede celular rica em celulose e mitose normal, na qual a membrana nuclear se quebra. Além disto, ao contrário dos fungos, eles têm centríolos.

Dictyostelium discoideum, o primeiro organismo pseudoplasmodial descoberto (1933), reproduz-se por divisão celular e apresenta pouca diferenciação morfológica até que o suprimento disponível de bactéria seja exaurido. Em resposta à falta de alimento, os organismos pseudoplasmodiais produzem esporos, mas não de maneira simples. Primeiramente, as células agregam-se para formar uma massa móvel semelhante a uma lesma. As mixamebas mantêm a individualidade nesta massa, que comumente contêm 10.000 a 125.000 indivíduos. Esta massa, chamada **pseudoplasmódio** (Fig. 13.9), migra para um novo lugar antes da diferenciação e liberação dos esporos. Ela se move dentro de uma matriz extracelular ao redor do pseudoplasmódio, através da contração de moléculas de proteína chamadas miosinas (as mesmas responsáveis pela contração muscular nos animais). Por causa desta mobilidade, *Dictyostelium* evita a liberação dos esporos nos habitats sem bactérias.

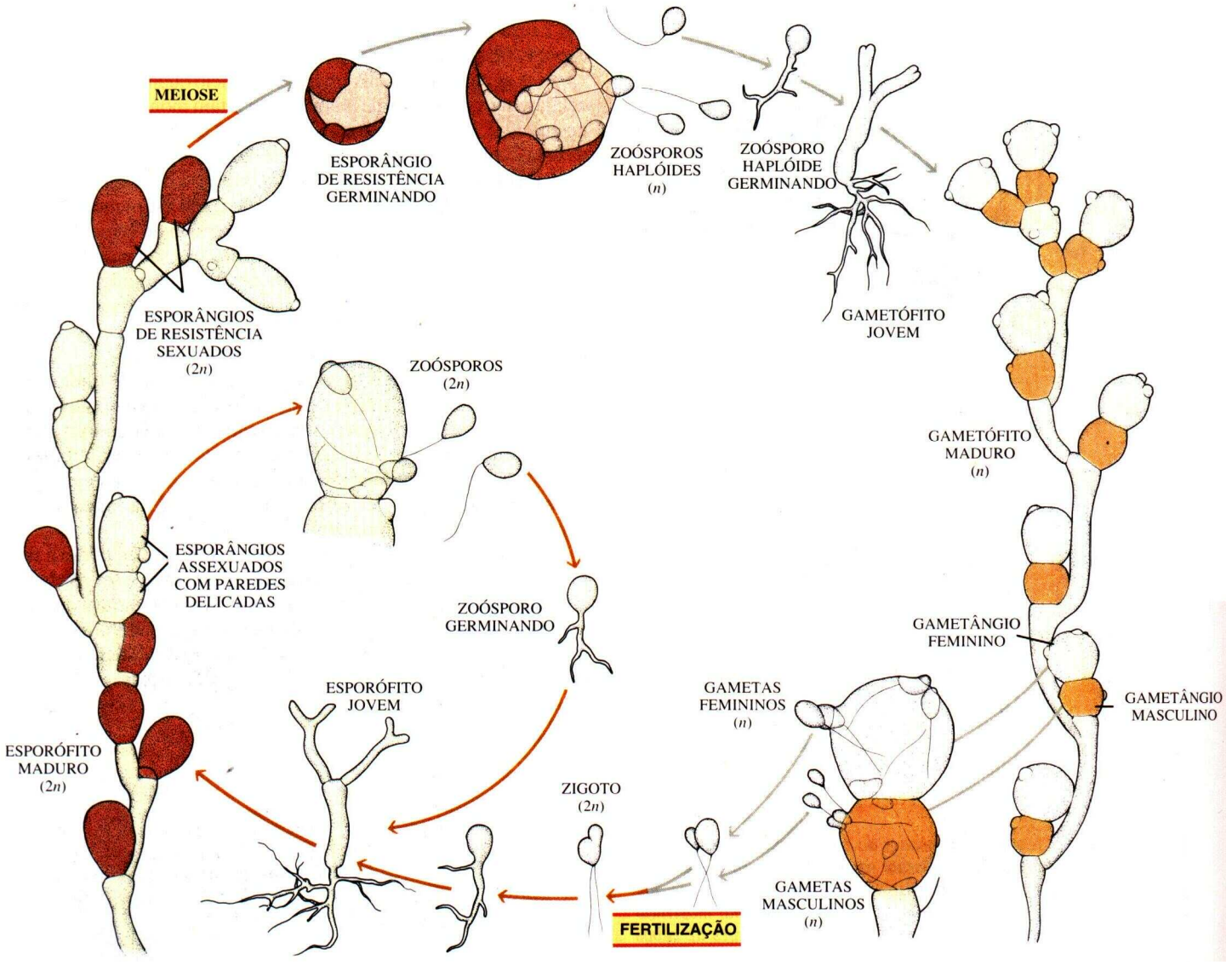
A agregação das mixamebas tem início quando uma ou mais células, que necessitam de alimento, secretam monofosfato de adenosina cíclico (cAMP) no substrato. O cAMP difunde-se para fora da célula estabelecendo um gradiente de concentração ao longo do qual as células ao redor se movem em direção à célula secretora do cAMP. As células secretoras, por sua vez, são estimuladas a produzir nova descarga de cAMP após um período de cerca de cinco minutos. Pelo menos três levas de mixamebas são atraídas deste modo. Como as células se acumulam no centro de agregação, suas membranas plasmáticas tornam-se pegajosas, o que causa aderência umas com as outras, resultando na formação do pseudoplasmódio envolto por uma bainha de celulose.

As mixamebas de *Dictyostelium discoideum* são muito sensíveis, positivamente, a luz e calor. Elas produzem amônia (NH_3) e quanto mais altas a temperatura e a intensidade luminosa, maior é a quantidade produzida. O movimento dos pseudoplasmódios é mais rápido numa concentração intermediária de amônia, evitando, assim, que eles se movam em direção a lugares com excesso de luz e de temperatura.

O destino final de um indivíduo no pseudoplasmódio é determinado por sua posição na agregação, o que parece ser controlado pelo estágio do ciclo em que a mixameba se encontrava quando a agregação teve início. Células que se dividem entre uma hora e meia antes e 40 minutos após o período de falta de alimento entram em agregação por último. Quando a migração cessa, as células



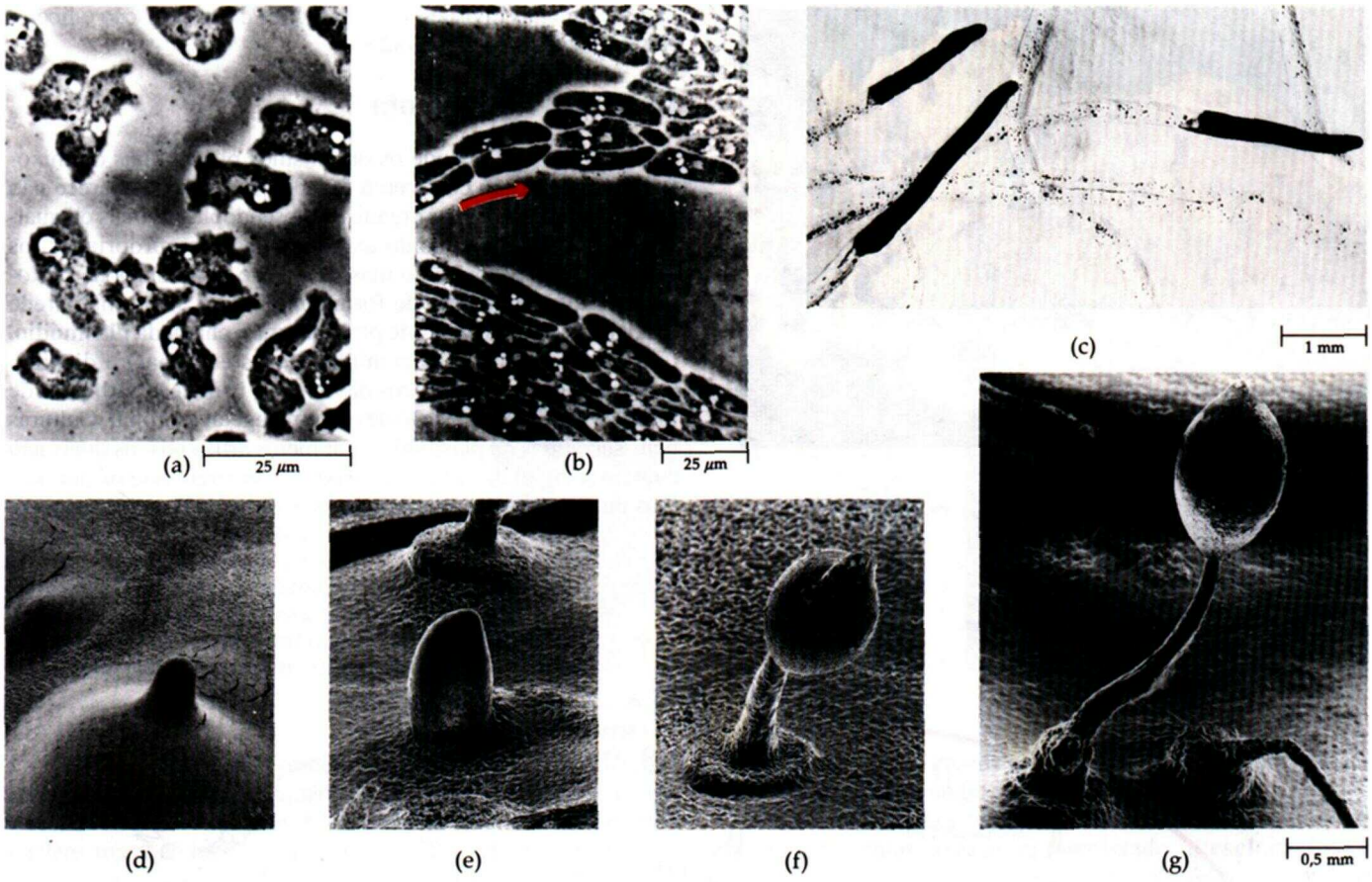
13.7
Chytridium confervae, *uma quitrídia comum, vista através do auxílio de sistema óptico de contraste de interferência. Note os delicados rizóides estendendo-se para baixo.*



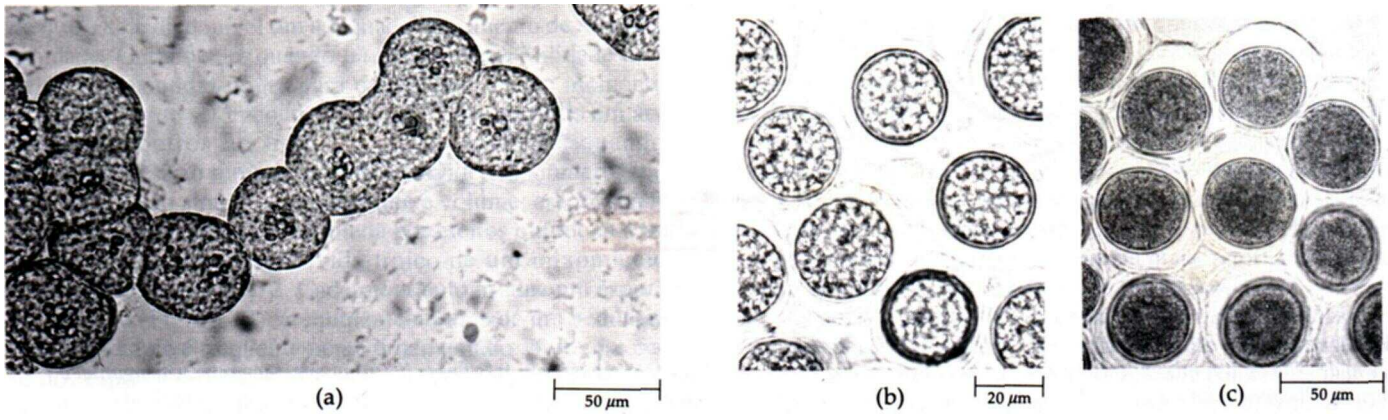
13.8
No ciclo de vida de Allomyces arbuscula, *há uma alternância de gerações isomórficas. Os indivíduos haplóides e diplóides são indistintos até que iniciem a formação de estruturas reprodutivas. Os indivíduos haplóides (gametófitos) produzem aproximadamente igual número de gametângios femininos (hialinos) e de gametângios masculinos (cor de laranja). Os gametas masculinos, que têm cerca da metade do tamanho dos gametas femininos, são atraídos por sirenina, um hormônio produzido pelos gametas femininos. Os zigotos perdem seus flagelos e germinam, produzindo indivíduos diplóides. Estas estruturas esporofíticas produzem dois tipos de esporângios:* (1) *esporângios assexuados — hialinos, com parede fina e que liberam zoósporos diplóides — que por sua vez germinam repetindo a geração diplóide, e* (2) *esporângios sexuados — castanho-avermelhados, com parede grossa e que são capazes de resistir a condições severas do ambiente. Após um período de dormência, a meiose ocorre nos esporângios sexuados, resultando na formação de zoósporos haplóides. Estes zoósporos desenvolvem-se em gametófitos, os quais produzem gametângios na maturidade.*

anteriores começam a morrer, desenvolvendo-se num pedúnculo envolto por uma capa de celulose. As células posteriores do pseudoplasmódio movem-se então para o ápice do pedúnculo transformando-se em esporos de resistência. Finalmente, todas as células do disco basal e do pedúnculo morrem, e os esporos são liberados. Se os esporos caem numa superfície úmida e quente, eles germinam. Cada esporo libera uma única mixameba e o ciclo se repete.

A reprodução envolvendo esporos assexuados é comum nos organismos pseudoplasmodiais. A reprodução sexuada também ocorre freqüentemente e envolve estruturas conhecidas como **macrocistos.** Em *Dictyostelium mucoroides,* por exemplo, os macrocistos são estruturas multicelulares, achatadas, elipsóides ou arredondadas, com 25 a 50 mm de diâmetro (Fig. 13.10). Durante a formação dos macrocistos, pares de amebas haplóides primeiramente se fundem formando zigotos; em seguida, estes zigotos atraem e englobam amebas que se encontram ao redor. Os macrocistos são formados por pequenas agregações de amebas, menores que aquelas envolvidas na formação do pseudoplasmódio, apresentando a forma arredondada. Uma fina membrana é depositada pelas amebas incluídas em cada macrocisto. Por último, uma parede rica em celulose desenvolve-se ao redor de todo o grupo. Dentro do macrocisto, o zigoto — única célula diplóide do ciclo — passa por



13.9
Ciclo de vida de Dictyostelium discoideum. *(a) Estágio de alimentação das amebas. A área cinza-claro no centro de cada célula é o núcleo e as áreas brancas são os vacúolos contráteis. (b) Agregação das amebas. A direção para a qual a corrente se move é indicada por uma seta.* (c) *Migração do pseudoplasmódio, cada um formado por muitas amebas. Cada pseudoplasmódio desliza através de uma bainha de mucilagem que colapsa após sua passagem.* (d-g) *Ao final da migração, o pseudoplasmódio comprime-se e começa a se elevar verticalmente, diferenciando-se em um estipe e uma massa de esporos, como observado nestas elétron-micrografias ao microscópio eletrônico de varredura.*



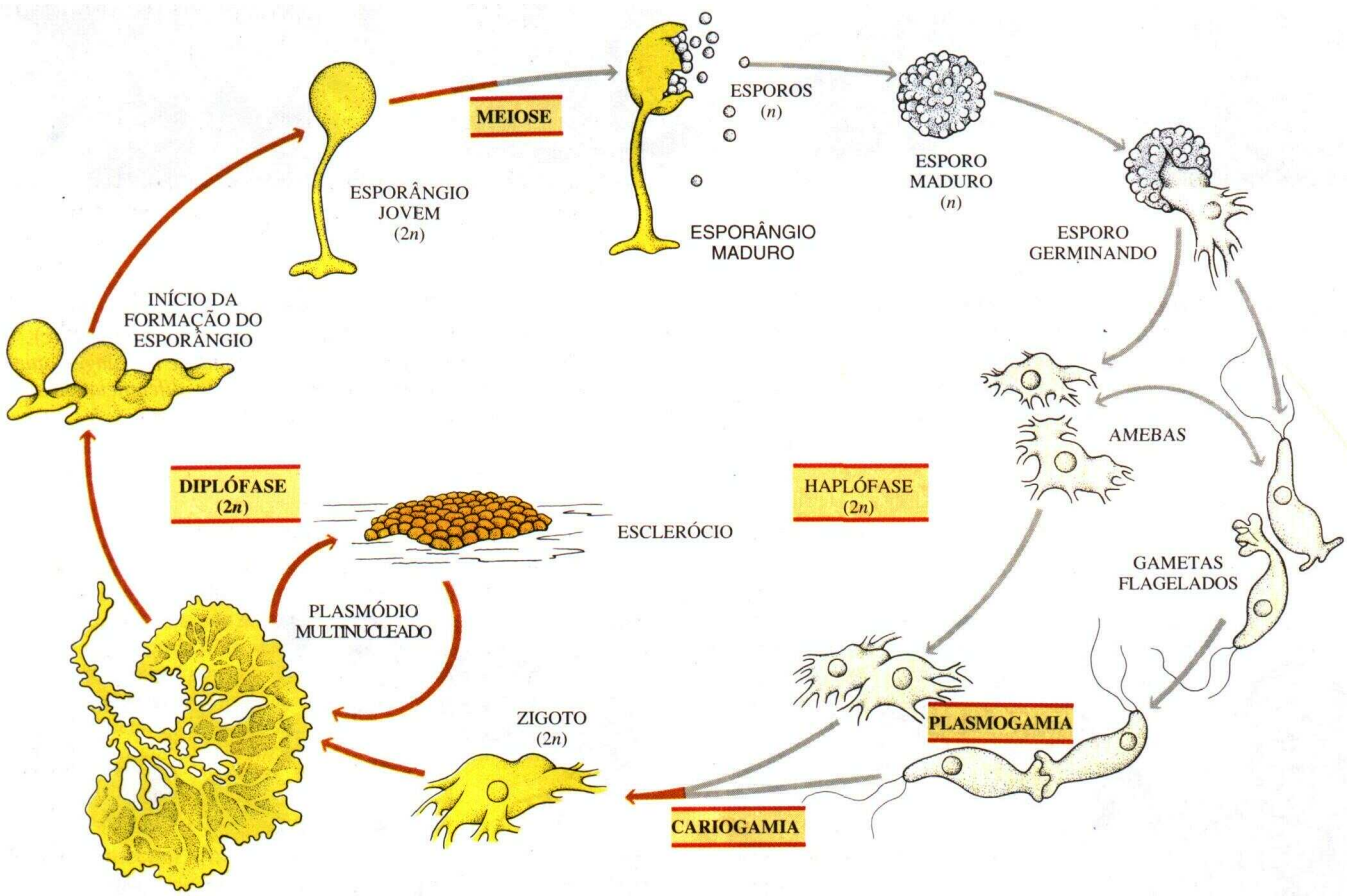
13.10
Processo de formação dos macrocistos em Dictyostelium mucoroides. (a) *Cada zigoto, ou célula gigante, está começando a engloobar as amebas ao seu redor.* (b) *As células gigantes englobaram todas as amebas e cada uma produziu uma parede de celulose.* (c) *Macrocistos maduros; neste estágio eles apresentam-se homogêneos.*

13.11
Plasmódio de um mixomiceto, Physarum, *crescendo sobre tronco.*

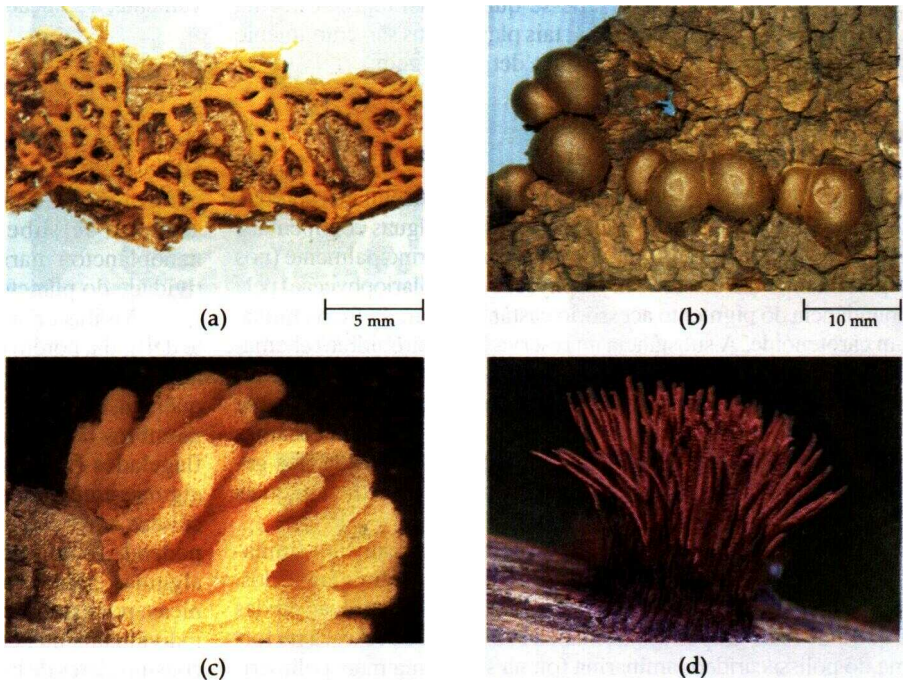
meiose e muitas divisões mitóticas antes da germinação e liberação de novas amebas haplóides.

Divisão Myxomycota

Esta divisão compreende os organismos plasmodiais ou mixomicetos, um grupo com cerca de 500 espécies, que parece não ter relação direta com os organismos pseudoplasmodiais ou qualquer outro grupo. Quando as condições são apropriadas, os mixomicetos vivem como massas finas e deslizantes de protoplasma, que se movem de forma amebóide. Sem uma parede celular, esta massa "nua" de protoplasma é chamada **plasmódio.** Como estes plasmódios caminham, eles englobam e digerem bactérias, leveduras, esporos de fungos e pequenas partículas de material em decomposição de origem vegetal e animal. Culturas bem-sucedidas de plasmódios em meios artificiais, os quais não contêm partículas ou microrganismos, sugerem que os plasmódios também podem se alimentar diretamente por absorção.



13.12
Ciclo de vida de um mixomiceto típico. A reprodução sexuada nos mixomicetos consiste em três fases distintas: plasmogamia, cariogamia e meiose. Plasmogamia é a união de dois protoplastos, os quais podem ser gametas amebóides ou flagelados derivados da germinação dos esporos; a plasmogamia leva à permanência de dois núcleos haplóides juntos na mesma célula. Cariogamia é a fusão destes dois núcleos, resultando na formação de um zigoto diplóide e o início da diplófase, dentro do ciclo de vida. O plasmódio é uma massa de protoplasma multinucleado e deslizante que pode passar sobre uma porção de tecido ou papel de filtro e permanecer intacto. Plasmódios freqüentemente formam esclerócios na natureza e são capazes de sobreviver muito bem, em períodos de seca, nessas condições. O plasmódio pode, finalmente, formar esporângios. Dentro dos esporângios em desenvolvimento a meiose restaura a condição haplóide e assim inicia a haplófase, dentro do ciclo de vida.



13.13
Estruturas produtoras de esporos na divisão Myxomycota. (a) *Plasmodiocarpo de* Hemitrichia serpula. (b) *Etálio de* Lycogala *crescendo sobre casca de árvore.* (c) *Esporângio de* Arcyria nutans. (d) *Esporângios de* Stemonitis splendens.

O plasmódio pode crescer e pesar até 20 ou 30 gramas, podendo espalhar-se numa camada fina e cobrir uma área de até vários metros quadrados (Fig. 13.11). O plasmódio contém muitos núcleos mas não há separação por paredes celulares. Como ele cresce, os núcleos dividem-se repetida e sincronicamente, isto é, todos os núcleos do plasmódio dividem-se ao mesmo tempo. Centríolos estão presentes e a mitose é normal, apesar de os cromossomos serem muito pequenos.

Tipicamente, o movimento do plasmódio lembra um leque, com túbulos de protoplasma espalhando-se, espessos na base do leque, ramificando-se e tornando-se mais finos nas bordas. Os túbulos são compostos de protoplasma ligeiramente solidificado, através do qual o protoplasma mais líquido se movimenta rapidamente. A borda do plasmódio consiste em uma fina camada de gel separada do substrato somente pela membrana plasmática e uma bainha mucilaginosa (Fig. 10.7a).

O crescimento plasmodial continua por longo tempo, desde que esteja disponível um adequado suprimento de alimento e umidade. Geralmente, quando há pouca disponibilidade de um deles, o plasmódio migra para outro lugar. Neste momento o plasmódio pode ser encontrado em relvados, subindo em árvores ou em outros lugares. Em muitas espécies, quando o plasmódio cessa o movimento, ele se divide em inúmeros montículos, que são similares em tamanho e volume; assim, sua formação é provavelmente controlada por efeitos químicos dentro do plasmódio. O ciclo de vida típico de um mixomiceto é sumarizado na Fig. 13.12. Cada montículo produz um esporângio maduro (Fig. 13.13), comumente no topo de um pedúnculo; este esporângio é freqüentemente ornamentado. A meiose ocorre nos esporos diplóides jovens, após clivagem e formação da parede, e são produzidos quatro núcleos. Três dos quatro núcleos desintegram, deixando o esporo com um único núcleo haplóide. Em muitos membros do grupo, não são produzidos esporângios definidos e o plasmódio inteiro pode se transformar num **plasmodiocarpo** (Fig. 13.13a), o qual mantém a forma primária do plasmódio, ou em um **etálio** (Fig. 13.13b), no qual o plasmódio forma um grande montículo que é essencialmente um único e grande esporângio.

Quando há falta de água no habitat, o plasmódio pode rapidamente formar um estágio encistado, o **esclerócio.** Os esclerócios podem ser facilmente vistos em pilhas de madeira queimada porque estas estruturas são freqüentemente coloridas em tons de amarelo ou alaranjado. São de grande importância para a sobrevivência dos mixomicetos, especialmente em habitats sujeitos à seca, tais como cactos mortos ou solos nos desertos, onde estes organismos são abundantes.

Os esporos dos mixomicetos são também resistentes a condições ambientais extremas e podem sobreviver por longos períodos; alguns germinaram após permanecerem no laboratório por mais de 60 anos. Assim, a formação de esporos neste grupo propicia não somente a recombinação genética, como também a sobrevivência em condições adversas.

Sob condições favoráveis, os esporos se abrem e o protoplasma emerge. O protoplasma pode permanecer amebóide ou desenvolver um ou dois flagelos lisos; os estágios amebóides e flagelados são intercambiáveis. As amebas alimentam-se pela ingestão de bactérias e material orgânico e multiplicam-se por mitose e clivagem celular. Se o suprimento de alimento escassear ou as condições forem desfavoráveis, uma ameba pode cessar seu movimento, adquirir a forma arredondada, secretar uma fina parede e formar um microcisto. Estes microcistos podem permanecer viáveis por um ano ou mais, retornando às atividades quando voltam as condições favoráveis.

Depois de um período de crescimento, o plasmódio aparece na população de amebas. Seu aparecimento é governado por vários fatores, incluindo os ambientais, idade celular, densidade de amebas e cAMP, o qual exerce um papel semelhante ao discutido para *Dictyostelium discoideum* (ver anteriormente). Um dos modos de formação do plasmódio é pela fusão de gametas que são, em geral, geneticamente diferentes uns dos outros e, em última instância, derivados de esporos haplóides diferentes. Estes gametas são simplesmente algumas das amebas ou células

flageladas que agora têm uma outra função. Em algumas espécies e linhagens, no entanto, sabe-se que o plasmódio se forma diretamente de uma única ameba; tais plasmódios são comumente haplóides como as amebas que lhes deram origem.

Divisão Chrysophyta

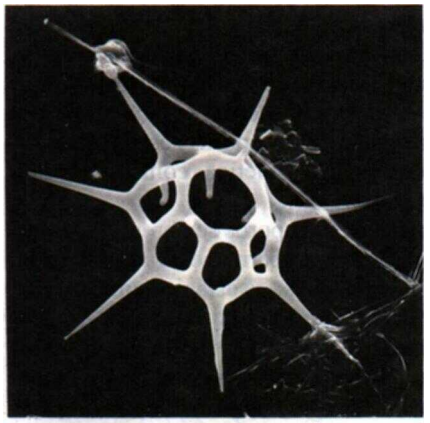
As crisófitas são, na maior parte, organismos unicelulares autotróficos, abundantes em ambientes marinhos e de águas continentais. Possuem clorofilas *a* e *c*, cuja cor é mascarada principalmente (nos representantes das classes Chrysophyceae e Bacillariophyceae) pela abundância do pigmento acessório castanho-dourado fucoxantina, um carotenóide. A substância de reserva é um carboidrato chamado crisolaminarina. As células das crisófitas podem ser nuas (sem parede celular) ou com parede celular constituída principalmente de celulose. Alguns representantes da divisão possuem escamas proeminentes de sílica, enquanto outros possuem envoltórios geralmente compostos de fibrilas celulósicas entrelaçadas, as quais podem ser impregnadas com minerais.

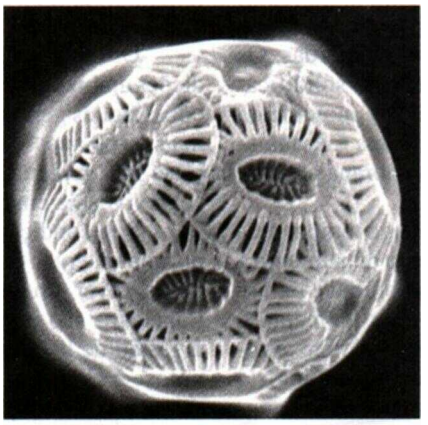
Os cloroplastos das crisófitas são bioquimicamente similares aos das algas pardas (ver Cap. 14) e de alguns dinoflagelados. Outra similaridade bioquímica entre as crisófitas e as algas pardas é que ambos os grupos armazenam a substância de reserva na forma do polissacarídeo laminarina (ou na sua forma mais polimerizada, a crisolaminarina) fora do cloroplasto; além disso, as algas pardas armazenam manitol. Tanto as crisófitas como as algas pardas possuem flagelos desiguais de estrutura similar (ver Fig. 2.22). Por outro lado, a presença de ácido algínico nas paredes celulares das algas pardas e sua ausência nas paredes celulares das crisófitas parecem ser evidência contrária a uma estreita afinidade entre os dois grupos. Comparações macromoleculares poderão levar, brevemente, à solução deste problema.

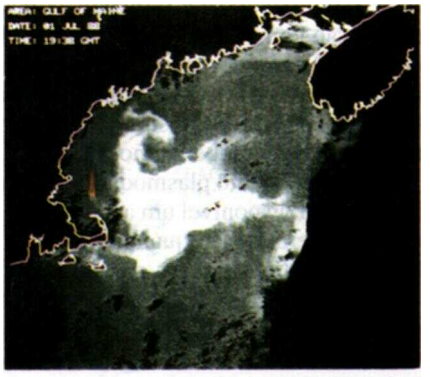
AS ALGAS DOURADAS: CLASSE CHRYSOPHYCEAE

Esta classe — as algas douradas — consiste em aproximadamente 500 espécies (Fig. 13.14). Até há pouco tempo supunha-se que eram organismos principalmente de águas continentais, mas atualmente se sabe que são representantes abundantes do nanoplâncton marinho e contribuem grandemente para a produtividade do plâncton neste ambiente.

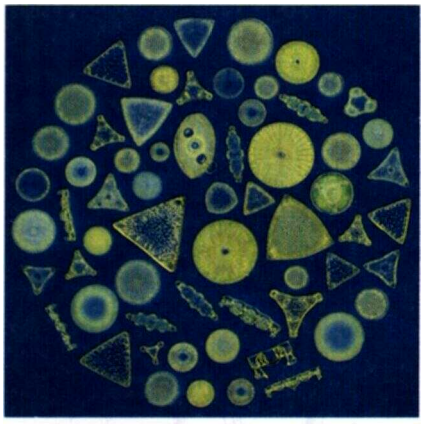
Muitas crisofíceas não possuem parede celular claramente definida, porém existem escamas de sílica ou estruturas de sustentação, as quais podem ser superficiais ou internas e, com freqüência, são extraordinariamente elaboradas. A maior parte dos membros desta classe é constituída de organismos unicelulares flagelados (ver Fig. 2.22), embora poucos sejam aflagelados e alguns, amebóides. Exceto pela presença de cloroplastos, tais células amebóides são indistintas das amebas (filo Rhizopoda), podendo os dois grupos ser intimamente correlatos. Na verdade, algumas crisofíceas ingerem bactérias e outras partículas orgânicas; por exemplo, exemplares do gênero *Dinobryon* consomem, individualmente, cerca de 36 bactérias por hora e são os maiores consumidores de bactérias em alguns dos lagos mais frios da América do Norte. Nos representantes desta classe cada célula contém geralmente um ou dois cloroplastos grandes; um grânulo volumoso de crisolaminarina freqüentemente se deposita perto da extremidade posterior da célula. Na maioria das algas douradas a reprodução é assexuada, com formação de zoósporos. Alguns representantes da classe Chrysophyceae são coloniais.

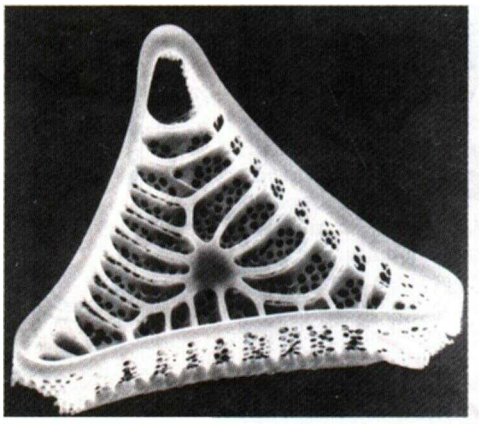


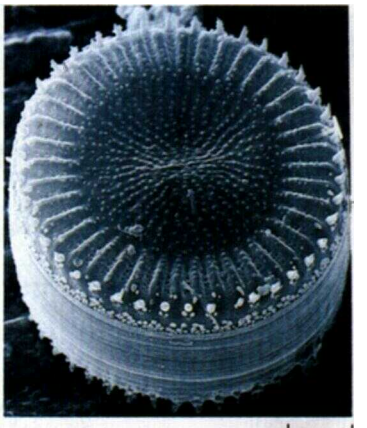


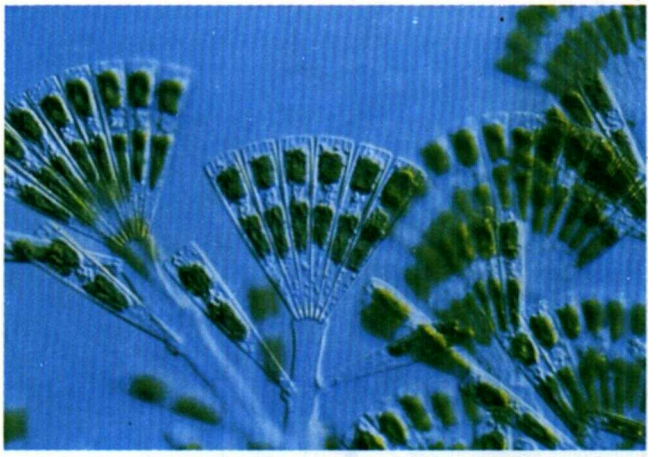


13.14
Algas marinhas douradas. (a) *Elétron-micrografia do arcabouço de sílica de* Distephanus speculum, *espécie de águas frias. Em células vivas, o arcabouço de* Distephanus *é envolto por protoplasto amebóide que contém muitos cloroplastos pequenos.* (b) Emiliania huxleyi *(cocolitoforídeo) é uma das mais bem dispersas e abundantes das 150 espécies estimadas deste grupo de algas douradas e extremamente pequenas. Embora bem abundantes no nanoplâncton, estes espécimes são tão diminutos que é impossível coletá-los com redes de plâncton convencionais; também se dissolvem em fixadores ácidos, de maneira que dificilmente são encontrados e estudados. As placas dos cocolitoforídeos são de carbonato de cálcio.* (c) *Floração formada quase exclusivamente por* Emiliania huxleyi, *em branco, contra o cinza das águas no Golfo do Maine. As áreas mais escuras representam o continente (delineadas em branco) ou nuvens. A floração localizou-se a leste do Cabo Cod; a Nova Escócia aparece no canto superior direito. Observou-se que tais florações podem cobrir até aproximadamente 40.000 quilômetros quadrados em três semanas. Há aproximadamente 3.500 células e 120.000 placas soltas por milímetro nas florações. Imagem documentada por um moderno radiômetro de altíssima resolução do satélite da National Oceanic and Atmospheric Administration (NOAA), em 1 de julho de 1988.*









13.15
(a) *Arranjo de diatomáceas marinhas vistas ao microscópio óptico. Elétron-micrografias de* (b) *uma das valvas de* Entogonia *e (c)* Cyclotella meneghiniana, *diatomácea cêntrica que ocorre em águas salobras.* (d) Licmophora flasellata, *diatomácea pedunculada, vista ao microscópio óptico.*

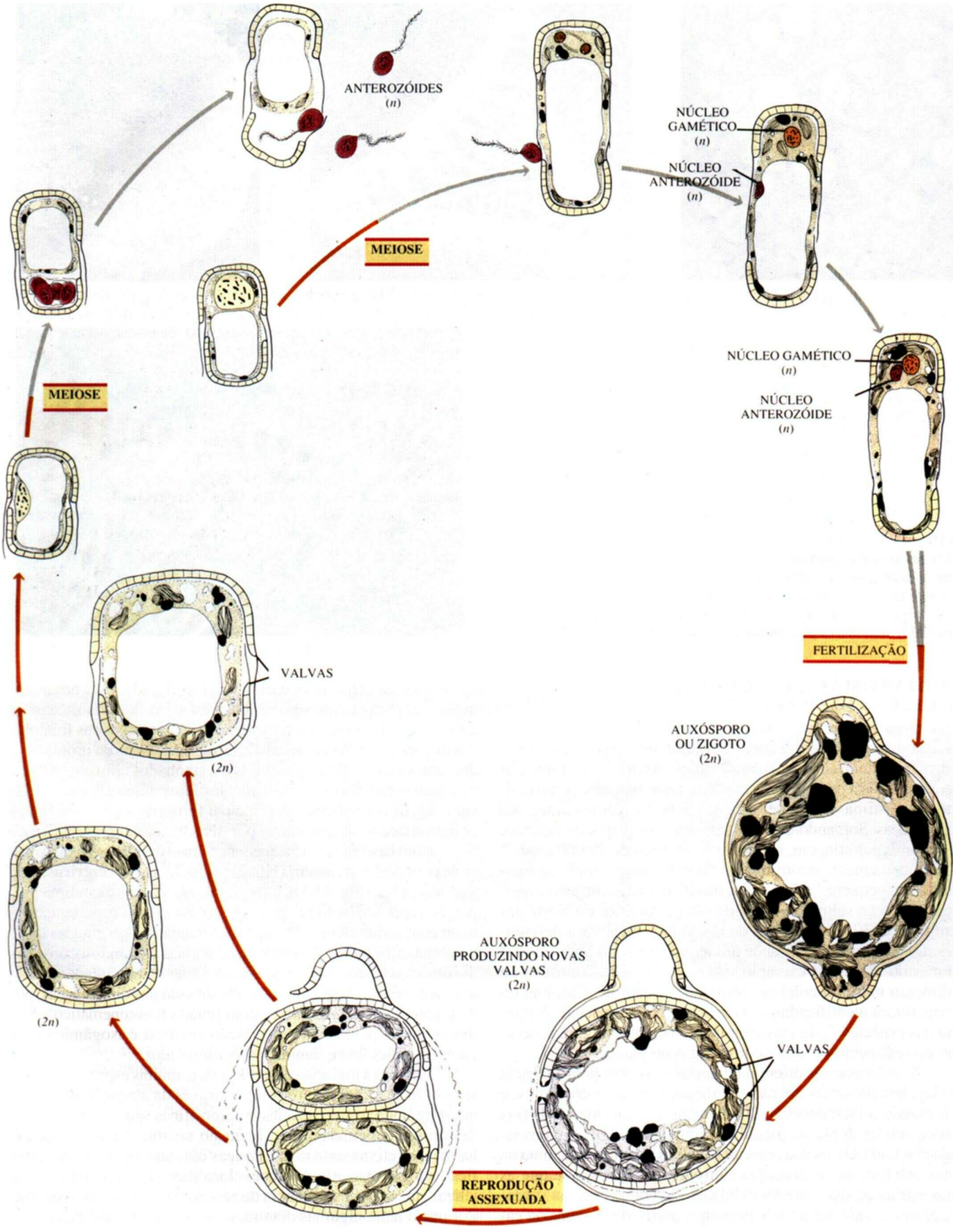
AS DIATOMÁCEAS: CLASSE BACILLARIOPHYCEAE

As diatomáceas são organismos em geral unicelulares e componentes importantíssimos do fitoplâncton. Assim, são a fonte alimentar primária para a fauna aquática, tanto marinha como continental. Estima-se em pelo menos 5.600 espécies atuais de diatomáceas. Somando-se o grande número de espécies extintas, as diatomáceas atingem, no mínimo, um total de 40.000 espécies. Freqüentemente ocorrem quantidades excepcionais de indivíduos em pequenas áreas; deste modo, em um centímetro quadrado de rocha submersa em córregos da América do Norte podem ocorrer 30 a 50 milhões de indivíduos do gênero *Achnanthes*. Da mesma forma, grande número de espécies pode ocorrer no mesmo local. Por exemplo, em duas pequenas amostras de sedimento marinho coletado próximo a Beaufort, Carolina do Norte, foram identificadas 369 espécies de diatomáceas. A maioria das espécies desta classe é planctônica, mas algumas ocorrem no sedimento ou sobre outras algas ou plantas.

As diatomáceas diferem de outras crisófitas pela ausência de flagelos, presentes apenas em alguns gametas masculinos, e pela parede celular peculiar, dividida em duas metades. Esta fina parede celular dupla ou frústula é composta de sílica polimerizada ($SiO_2.nH_2O$); as duas metades (valvas) encaixam-se uma na outra. Através da microscopia eletrônica evidenciou-se que as finas estrias de suas paredes celulares são compostas, na verdade, de um grande número de pequenos poros, depressões ou canalículos com formas complexas, que conectam o protoplasma do interior da célula com o exterior (Fig. 13.15). Esta ornamentação é extremamente similar à das escamas das crisofíceas, as quais possivelmente foram o antecedente evolutivo das frústulas das diatomáceas. As características mais evidentes do protoplasto das diatomáceas são os plastídios acastanhados com clorofilas *a* e *c*, bem como fucoxantina; tais plastídios assemelham-se bastante aos das crisofíceas. A principal forma de reprodução entre as diatomáceas é a assexuada por divisão celular (Fig. 13.16).

Com base na simetria, reconhecem-se dois tipos de diatomáceas: **penadas,** com simetria bilateral (Fig. 13.15d) e **cêntricas,** com simetria radial (Fig. 13.15c). As cêntricas, que possuem uma proporção superfície/volume maior que a das penadas e, portanto, flutuam com maior facilidade, são mais abundantes em grandes lagos e habitats marinhos. A reprodução sexuada, quando ocorre nas diatomáceas cêntricas, é oogâmica. Os gametas masculinos, que são as únicas células flageladas do ciclo de vida das diatomáceas, podem apresentar apenas um flagelo pinado (pantonemático). Nas diatomáceas penadas a reprodução sexuada é isogâmica e os gametas masculino e feminino são aflagelados.

Embora a maioria seja autotrófica, muitas espécies da classe podem se tornar heterotróficas através da absorção de carbono inorgânico; estas espécies heterotróficas são principalmente diatomáceas penadas que vivem no sedimento marinho, em habitats relativamente rasos. Poucas diatomáceas são heterotróficas obrigatórias, não possuem clorofila e são incapazes de sintetizar sua própria substância de reserva através da fotossíntese. Por outro lado, algumas diatomáceas, sem suas frústulas características, vivem simbioticamente em protozoários marinhos (or-

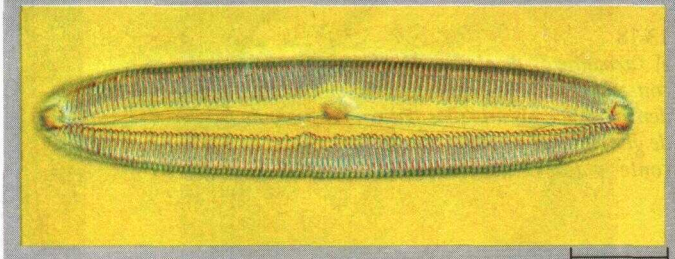

ANTEROZÓIDES
(n)
NÚCLEO GAMÉTICO
(n)
NÚCLEO ANTEROZÓIDE
(n)
MEIOSE
NÚCLEO GAMÉTICO
(n)
NÚCLEO ANTEROZÓIDE
(n)
MEIOSE
FERTILIZAÇÃO
VALVAS
(2n)
AUXÓSPORO OU ZIGOTO
(2n)
(2n)
AUXÓSPORO PRODUZINDO NOVAS VALVAS
(2n)
VALVAS
REPRODUÇÃO ASSEXUADA

13.16
Reprodução de uma diatomácea cêntrica. A reprodução nas diatomáceas é principalmente assexuada por divisão celular. O protoplasma da diatomácea está contido dentro de uma "caixa" de sílica (frústula), com uma das valvas da caixa fechando a outra valva. Quando ocorre a divisão celular, cada frústula-filha (embaixo, à esquerda) recebe uma das valvas da frústula-mãe (embaixo, à direita) e forma uma segunda valva. A valva anterior é sempre a maior (tampa) da frústula, com a nova valva ajustada no interior. Assim, uma célula de cada novo par formado tende a ser menor que a célula da qual se originou. Em algumas espécies, as frústulas são expansíveis e alargam-se com o desenvolvimento do protoplasma dentro delas. Em outras espécies, entretanto, as frústulas são mais rígidas. Deste modo, as células tornam-se menores através das sucessivas divisões celulares. Quando os indivíduos dessas espécies chegam a uma redução de tamanho de cerca de 30% do diâmetro máximo, pode ocorrer a reprodução sexuada (acima, à esquerda). Certas células funcionam como gametângios masculinos; através da meiose, cada um deles produz quatro anterozóides. Outras células funcionam como gametângios femininos; nestes, três dos quatro núcleos resultantes da meiose não são funcionais, de modo que um óvulo é produzido por célula. Este é um exemplo de meiose gamética (ver Fig. 10.10b). Após a fecundação, o auxósporo resultante, ou zigoto, desenvolve-se até atingir o tamanho característico da espécie. Na mesma espécie, freqüentemente a parede celular formada pelo auxósporo difere da parede proveniente da reprodução assexuada. Uma vez adulto, o auxósporo se divide e produz novas frústulas idênticas às células parentais.

Motilidade das Diatomáceas

Apesar da ausência de flagelos e de outras organelas locomotoras, muitas espécies de diatomáceas penadas são móveis. A locomoção resulta de uma secreção rigorosamente controlada que ocorre como resposta a uma ampla variedade de estímulos físicos e químicos. Todas as diatomáceas móveis parecem possuir, ao longo da célula, um sulco delicado, chamado rafe, que é constituído basicamente por um par de poros conectados através de uma complexa fenda na parede de sílica. Muitas diatomáceas imóveis são unidas umas às outras, com as frústulas dispostas em longos filamentos. A rafe aparentemente evoluiu para um aparelho locomotor através da modificação dos poros apicais, os quais também secretam as substâncias que unem em filamentos as diatomáceas imóveis.

A diatomácea movimenta-se em resposta a um estímulo externo — como um distúrbio mecânico, luz, calor ou alguma substância química tóxica — pelo início de contrações em feixes contráteis próximos à rafe. Estas contrações movimentam os corpos cristalinos desidratados para áreas-reservatório adjacentes aos poros na rafe, e os corpos cristalinos são descarregados dentro dos poros, onde absorvem água e se expandem em fibrilas torcidas. As fibrilas movimentam-se ao longo da rafe até tocarem uma superfície e, imediatamente, aderem a qualquer objeto tocado e então se contraem. Se este objeto é suficientemente grande, a diatomácea movimenta-se em direção a ele, deixando um rastro de material secretado análogo ao rastro viscoso de uma lesma. Se o objeto é pequeno, ele é transportado ao longo da rafe e a diatomácea não se movimenta. Mesmo diatomáceas móveis ficam usualmente em repouso. Cada diatomácea pode se movimentar apenas a pequenas distâncias, uma vez que dispõem somente de um suprimento limitado de corpos cristalinos necessários.



Fotomicrografia óptica de Pinnularia, *diatomácea penada, mostrando uma rafe claramente visível.*

dem Foraminifera) e fornecem carbono orgânico a seus hospedeiros.

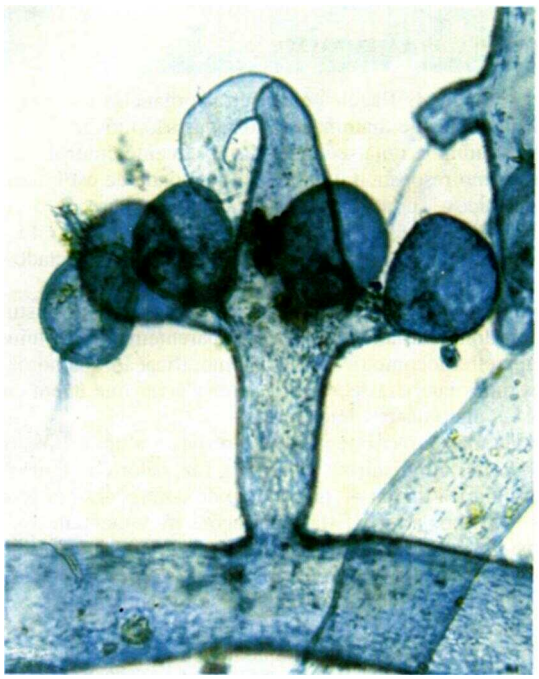
Nas frústulas de sílica das diatomáceas acumulou-se, por milhões de anos, uma substância fina e quebradiça conhecida como terra de diatomáceas, a qual é usada como abrasivo para polimento de prata e, também, como material filtrante e isolante. Nos campos petrolíferos de Santa Maria, Califórnia, há um depósito de 900 metros de espessura de terra de diatomáceas; próximo a Lompoc, Califórnia, são extraídas anualmente mais de 270.000 toneladas de terra de diatomáceas para uso industrial.

As diatomáceas tornaram-se abundantes no registro fóssil há cerca de 100 milhões de anos, durante o período cretáceo. Muitas das espécies fósseis são idênticas às atuais, o que indica uma persistência incomum através da era geológica.

AS ALGAS VERDE-AMARELADAS: CLASSE XANTHOPHYCEAE

Os organismos desta classe, que engloba cerca de 600 espécies, assemelham-se às algas douradas pela presença de clorofila *c*, mas diferem pela ausência de fucoxantina. As xantofíceas são organismos geralmente imóveis, embora alguns sejam amebóides ou flagelados como os gametas.

Um dos espécimes mais bem conhecidos da classe é *Vaucheria*, uma alga filamentosa, cenocítica e pouco ramificada, que



13.17
Vaucheria *é um exemplar cenocítico filamentoso da divisão Chrysophyta. Em* Vaucheria *a reprodução é oogâmica, com a formação de oogônios (estruturas esféricas) e anterídios (porção curva, acima).*

forma uma massa com aspecto de feltro. A reprodução em *Vaucheria* é tanto assexuada, pela formação de grandes zoósporos multiflagelados compostos,* como sexuada, por oogamia (Fig. 13.17). *Vaucheria* é comum em habitats marinhos, de águas continentais e salobras e é, também, freqüente no lodo alternadamente imerso e exposto ao ar.

Os Dinoflagelados: Divisão Pyrrhophyta

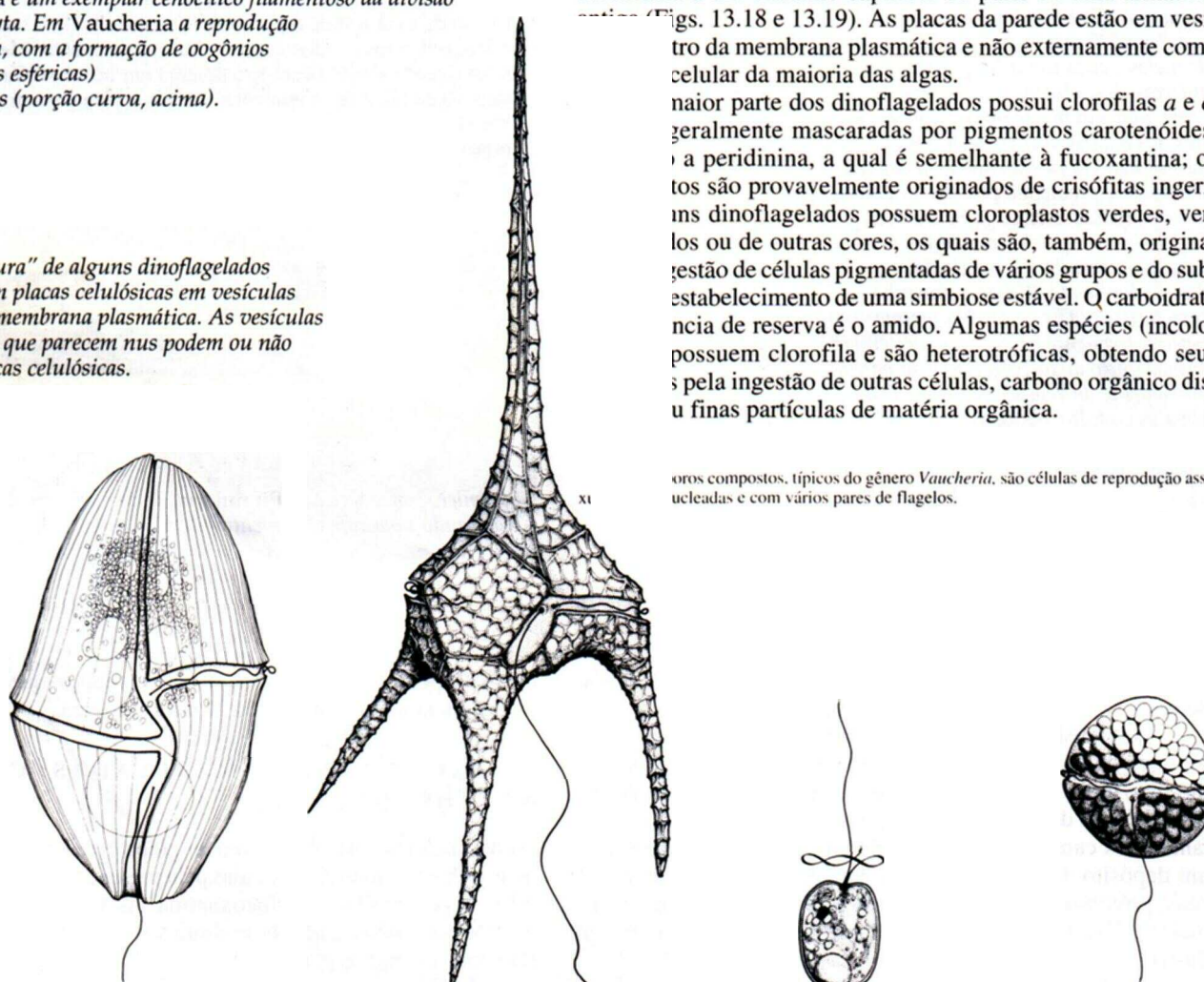
Os dinoflagelados são, na sua maior parte, unicelulares biflagelados. São conhecidas cerca de 2.100 espécies, muitas delas abundantes e de alta produtividade no plâncton marinho; outras ocorrem em águas continentais. Os flagelos dos dinoflagelados localizam-se dentro de dois sulcos: um rodeia a célula como um cinto, e o outro é perpendicular ao primeiro. O batimento dos flagelos em seus respectivos sulcos faz o dinoflagelado rodopiar como um pião. O flagelo que rodeia a célula transversalmente é fitáceo. Há, ainda, numerosos dinoflagelados imóveis, alguns dos quais são aflagelados. Em alguns gêneros há ingestão de partículas sólidas, os quais obtêm, desta forma, parte ou toda a sua nutrição. Poucos dinoflagelados são altamente tóxicos (ver o tópico "Marés vermelhas", adiante).

A aparência de muitos dinoflagelados é bizarra, com placas celulósicas rígidas que formam uma parede (teca), a qual se assemelha a um estranho capacete ou parte de uma armadura antiga (Figs. 13.18 e 13.19). As placas da parede estão em vesí- tro da membrana plasmática e não externamente como celular da maioria das algas.

naior parte dos dinoflagelados possui clorofilas *a* e *c*, geralmente mascaradas por pigmentos carotenóides, a peridinina, a qual é semelhante à fucoxantina; os tos são provavelmente originados de crisófitas ingeri- ıns dinoflagelados possuem cloroplastos verdes, ver- los ou de outras cores, os quais são, também, origina- gestão de células pigmentadas de vários grupos e do sub- estabelecimento de uma simbiose estável. O carboidrato ncia de reserva é o amido. Algumas espécies (incolo- possuem clorofila e são heterotróficas, obtendo seus s pela ingestão de outras células, carbono orgânico dis- u finas partículas de matéria orgânica.

oros compostos, típicos do gênero *Vaucheria*, são células de reprodução asse- ucleadas e com vários pares de flagelos.

13.18
A "armadura" de alguns dinoflagelados consiste em placas celulósicas em vesículas dentro da membrana plasmática. As vesículas de gêneros que parecem nus podem ou não conter placas celulósicas.



Marés Vermelhas

Em agosto de 1987 a costa oeste da Flórida foi devastada por um incidente de maré vermelha de grandes proporções — um entre inúmeros que ocorreram nos últimos 150 anos. Centenas de milhares de peixes mortos entulharam as praias e o turismo perdeu milhões de dólares. O dinoflagelado *Gymnodinium breve* é o responsável pela maioria das marés vermelhas e suas conseqüências no Golfo do México. Após um período de reprodução rápida deste dinoflagelado, formou-se uma floração tóxica, na qual *G. breve* foi tão abundante que o mar se tornou castanho-avermelhado. Os fatores ambientais que favorecem tais florações incluem temperaturas superficiais altas, elevado conteúdo de nutrientes na água, baixa salinidade (que ocorre freqüentemente nos períodos chuvosos) e mar calmo. Assim, período chuvoso seguido de período ensolarado nos meses de verão é, com freqüência, associado a ocorrências de marés vermelhas.

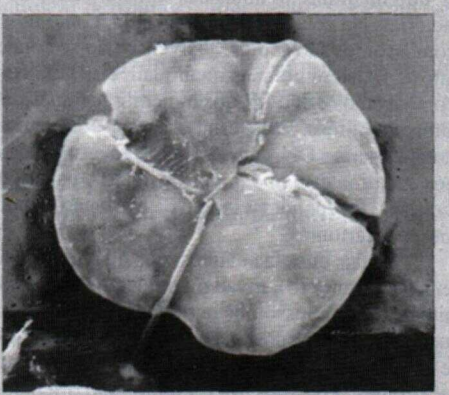
Após dois meses, *G. breve* invadiu estuários ao longo da costa da Carolina do Norte, em áreas onde a espécie nunca havia sido observada antes. Os dinoflagelados tornaram-se tão abundantes que a água ficou amarelada, arruinando a indústria turística na região. No mínimo 41 casos de doenças respiratórias, gastrintestinais ou neurológicas foram registrados em pessoas que nadaram nessas águas — todas associadas às toxinas produzidas pela floração do dinoflagelado. Supõe-se que o *Gymnodinium* se deslocou a partir da Flórida para o norte, através da Corrente do Golfo; com ela vieram cardumes de um tipo de peixe semelhante ao arenque, que consumiram grandes quantidades de dinoflagelados. Golfinhos *bottle-nosed* ingeriram tais peixes e a metade da população dos golfinhos do Atlântico ocidental morreu. Os peixes não foram prejudicados pelos dinoflagelados tóxicos, mas os golfinhos que se alimentaram dos peixes ficaram intoxicados. Debilitados, os golfinhos tornaram-se suscetíveis a doenças bacterianas e viróticas.

Moluscos, como mexilhões e mariscos, acumulam e concentram toxinas quando ingerem dinoflagelados ou outros organismos tóxicos. Dependendo da espécie de organismo tóxico consumida pelos moluscos, eles próprios se tornam perigosamente tóxicos às pessoas que os ingerem. Ao longo da costa atlântica, as indústrias pesqueiras se encontram em geral fechadas no verão, e as pessoas sofrem regularmente de envenenamento pelo consumo de mexilhões, ostras, escalopes ou mariscos trazidos de outras regiões. Por outro lado, lagostas, caranguejos, camarões e peixe limpo estão disponíveis para o consumo mesmo durante as temporadas de marés vermelhas.

Em outras áreas, diferentes dinoflagelados são responsáveis pela formação de marés vermelhas. Assim, o organismo envolvido nestas marés do nordeste da costa atlântica, desde as províncias marítimas canadenses até o sul da Nova Inglaterra, é *Gonyaulax tamarensis*, enquanto *Gymnodinium catenella* às vezes ocasiona marés vermelhas ao longo da costa do Pacífico, do Alasca à Califórnia. Foram identificadas cerca de 20 espécies de dinoflagelados produtores de toxinas que matam aves e mamíferos, tornam os moluscos tóxicos, ou produzem uma doença tropical chamada ciguatera, que envenena peixes e é muito disseminada.

As toxinas produzidas por alguns dinoflagelados, tais como *G. catenella*, são neurotoxinas extraordinariamente poderosas. A natureza química e a atividade biológica da maioria destas toxinas são relativamente conhecidas. Por outro lado, os fatores causadores das marés vermelhas são pouco conhecidos e estão sob intensos estudos em vários centros de pesquisa.

(a)

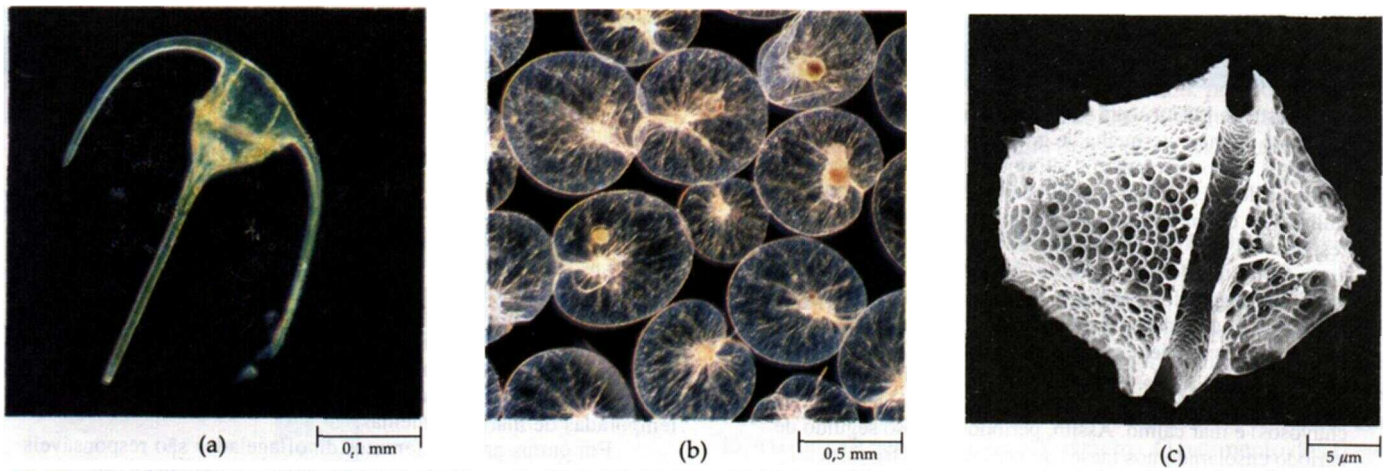


(b) 5 μm

(a) Praia entulhada de peixes na Flórida durante o incidente de maré vermelha em 1982. (b) Gymnodinium breve, *dinoflagelado sem placas, causador dos surtos de maré vermelha na costa oeste da Flórida. O flagelo transversal fica em uma depressão que rodeia o organismo. O flagelo longitudinal, do qual apenas uma parte é visível, estende-se da parte mediana do organismo em direção à parte esquerda inferior. O sulco apical é uma característica para identificação de* Gymnodinium.

Os dinoflagelados ocorrem como simbiontes em muitos outros tipos de organismos, incluindo esponjas, águas-vivas, anêmonas-do-mar, tunicados, corais, polvos, lulas, gastrópodos, turbelários e certos tipos de protistas. Em mariscos gigantes da família Tridachnidae a superfície dorsal dos lobos internos do manto pode apresentar-se castanho-chocolate devido à presença de dinoflagelados simbiônticos. Os dinoflagelados simbiônticos não possuem tecas e ocorrem como células esféricas douradas chamadas **zooxantelas** (Fig. 13.20).

As zooxantelas são responsáveis principalmente pela produtividade fotossintética que possibilita o desenvolvimento de recifes de coral em águas tropicais, notoriamente pobres em nutrientes. Os tecidos dos corais podem conter cerca de 30.000 dinoflagelados simbiônticos por milímetro cúbico, principalmente dentro das células de revestimento do tubo digestivo dos corais. Neste caso, os dinoflagelados, ao invés de amido, produzem glicerol, que é usado diretamente para a nutrição dos corais. Uma vez que as algas necessitam de luz para a fotossíntese, os corais



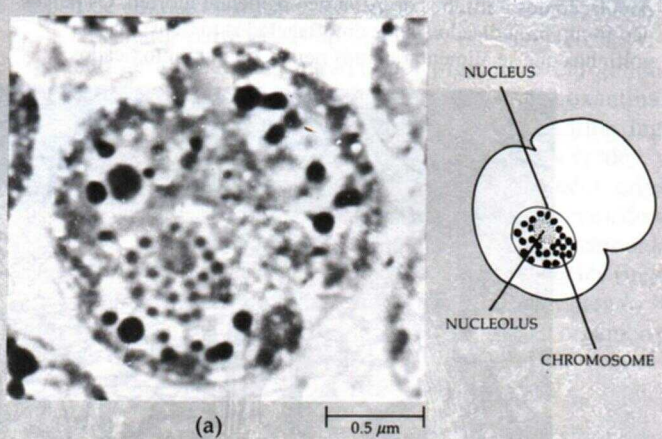
13.19
(a) Ceratium tripos, *dinoflagelado sem placas.* (b) Noctiluca scintillans, *dinoflagelado marinho bioluminescente.* (c) Gonyaulax polyedra, *dinoflagelado responsável pelas extraordinárias marés vermelhas ao longo da costa ao sul da Califórnia.*

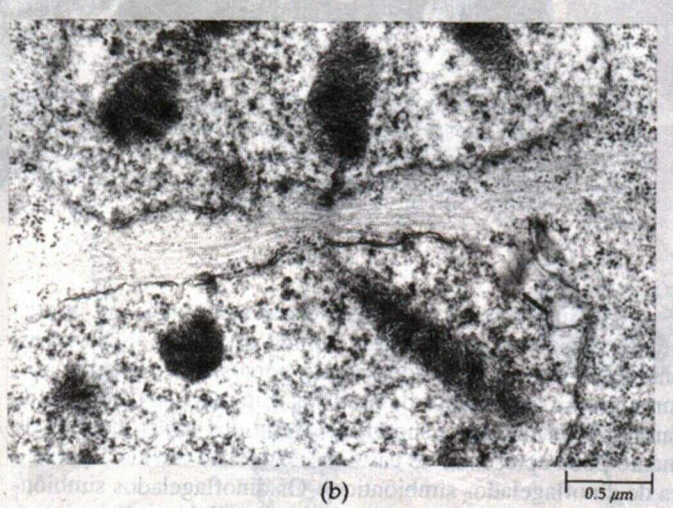
Mitose em Dinoflagelados

Os dinoflagelados têm um tipo único de mitose no qual parecem ter sido mantidas algumas das características de divisão celular de bactérias. Na célula de dinoflagelado, como mostrado em (a), os cromossomos são sempre visíveis e não se condensam antes da mitose. Existem grandes quantidades de DNA em cada célula. Os cromossomos estão ligados à membrana nuclear que persiste durante a mitose. Estes cromossomos possuem uma taxa de proteína para o DNA muito mais baixa que a de outros cromossomos eucariontes e podem ter evoluído a partir de cromossomos de bactérias, independentemente da evolução cromossômica de outros eucariontes.

Canais citoplasmáticos, que aparecem estendidos através do centro da figura (b), invadem o núcleo em divisão durante a mitose. Os cromossomos permanecem ligados à membrana nuclear e estão dispostos ao longo destes canais que contêm feixes de microtúbulos semelhantes àqueles do fuso mitótico dos eucariontes. Todos os microtúbulos são orientados em uma direção e, presumivelmente, regulam a separação das partes da membrana nuclear com seus cromossomos ligados. O organismo ilustrado em (a) e (b) é *Crypthecodinium cohnii.*

Pelo menos duas espécies de dinoflagelados têm células binucleadas nas quais um núcleo é chamado **dinocariótico** e o outro, eucariótico. Neste segundo núcleo, presumidamente adquirido pelo hospedeiro como resultado da invasão de organismos simbiontes semelhantes às crisófitas, os cromossomos não se tornam condensados.





13.20
Zooxantelas, forma simbiótica de dinoflagelado, mostradas aqui no tentáculo de um coral. Estes simbiontes são responsáveis por grande parte da produtividade de recifes de corais.

que contêm zooxantelas se desenvolvem principalmente em profundidades oceânicas até 60 metros. Muitas das variações nas formas dos corais estão relacionadas com as propriedades fotorreceptoras dos diferentes arranjos geométricos, algo semelhante ao modo pelo qual os vários padrões de ramificação das árvores servem para expor suas folhas à luz solar.

O principal tipo de reprodução dos dinoflagelados é a divisão celular longitudinal; cada célula recebe um dos flagelos e uma porção da teca e, então, desenvolve as partes faltantes numa seqüência muito complexa. Certas espécies imóveis formam zoósporos e em algumas delas apenas o zoósporo possui a estrutura típica dos dinoflagelados, enquanto as formas adultas possuem células aflageladas ou podem estar agregadas em cadeias, formando colônias. A reprodução sexuada ocorre em várias espécies de dinoflagelados; é geralmente isogâmica, porém, em poucas espécies ocorre anisogamia. Os zigotos dos dinoflagelados formam parede ornamentada espessa e quimicamente inerte; são semelhantes a alguns acritarcas (Fig. 13.1).

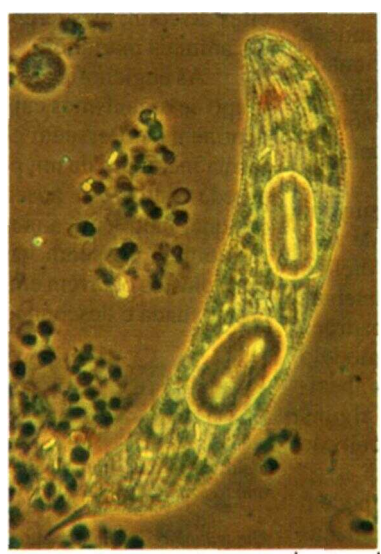
Euglenófitas: Divisão Euglenophyta

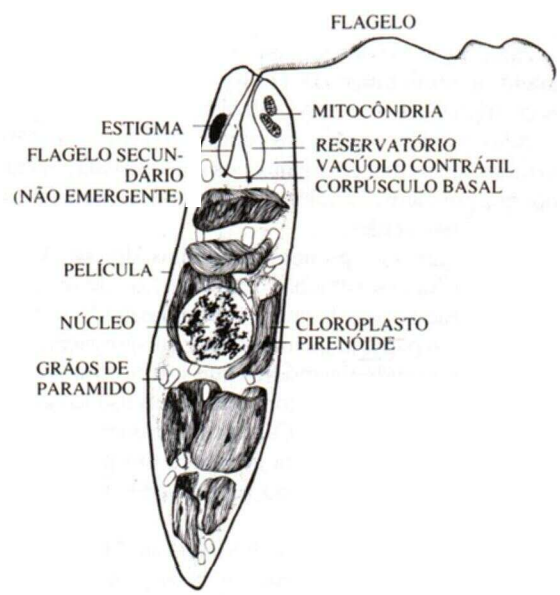
A maioria das espécies de euglenófitas (= euglenofíceas), cerca de 1.000, ocorre em águas continentais ricas em matéria orgânica. Várias espécies variam desde menos de 10 micrômetros até mais de 500 micrômetros (0,5 milímetro) de comprimento e são muito variáveis na forma. São todas unicelulares, exceto o gênero colonial *Colacium*.

As semelhanças entre os cloroplastos euglenoidinos e aqueles das algas verdes — ambos possuem clorofilas *a* e *b* junto com vários carotenóides — sugerem que euglenofíceas unicelulares ingeriram algas verdes e, posteriormente, reduziram as células algáceas verdes formando uma relação estável com os cloroplastos destas algas. As euglenofíceas armazenam suas substâncias de reserva na forma de paramido, um polissacarídeo que não é encontrado em nenhum outro grupo de organismos. Cerca de um terço dos 40 gêneros de euglenofíceas tem cloroplastos e é autotrófico. Os gêneros restantes são heterotróficos e ingerem ou absorvem seus alimentos. Provavelmente as euglenofíceas deveriam ser mantidas como um dos grupos de protozoários Zoomastigota (filo Zoomastigina).

As euglenofíceas reproduzem-se por divisão celular, com as células individuais permanecendo móveis através do processo. A membrana nuclear permanece intacta durante a mitose, como acontece nos dinoflagelados, na maioria das algas verdes, dos fungos e dos protozoários ciliados. Cromossomos euglenoidinos, como aqueles dos dinoflagelados, permanecem condensados durante a intérfase e ao longo do ciclo mitótico. A ocorrência de reprodução sexuada não é conhecida entre as euglenofíceas.

A divisão Euglenophyta tem este nome por causa de *Euglena*, um gênero comum e bastante usado em estudos de





13.21
(a) Euglena *mostrando dois grandes grãos de paramido e a película com estrias proteináceas helicoidalmente dispostas.* (b) *Estrutura de uma célula de* Euglena *interpretada a partir de elétron-micrografias.*

laboratório em biologia celular. Muitas espécies de *Euglena* são alongadas, como mostrado na Fig. 13.21. A célula é complexa e contém numerosos cloroplastos pequenos. Possui também um longo flagelo emergente que contém pequenas cerdas ao longo de um dos lados, bem como um outro flagelo curto não emergente. O flagelo emergente está geralmente preso na parte anterior da célula.

Em *Euglena,* os flagelos estão presos na base de uma abertura — o **reservatório** — que se localiza na porção anterior da célula. O vacúolo contrátil coleta excesso de água de todas as partes da célula e joga no reservatório. A célula é delimitada por uma membrana plasmática, na qual há uma série de estrias flexíveis, de natureza protéica e que ficam dispostas helicoidalmente. Estas estrias, juntamente com a membrana plasmática, formam uma estrutura denominada película. Diferentemente das paredes rígidas das células vegetais, a **película** flexível permite que as células de *Euglena* mudem sua forma, promovendo um meio alternativo de locomoção para formas que vivem no sedimento.

Resumo

As quatro divisões heterotróficas de protistas que têm sido freqüentemente tratadas como fungo são: Oomycota, Chytridiomycota, Acrasiomycota e Myxomycota. Elas possuem um ciclo mitótico mais ou menos típico e os centríolos estão presentes. Os dois primeiros grupos são basicamente aquáticos e os dois últimos terrestres.

Membros da divisão Oomycota variam desde formas unicelulares até filamentosas, cenocíticas, ricamente ramificadas. Os zoósporos deste grupo têm dois flagelos, um penado e outro liso. As paredes são compostas, em grande parte, de celulose ou polímeros semelhantes a ela. A reprodução sexuada envolve uma oosfera grande e imóvel e um núcleo masculino pequeno. Dois dos membros parcialmente terrestres desta divisão são *Phytophthora,* um importante agente causador de doenças de plantas, incluindo a praga que causou a crise da batata no período de 1846-1847, na Irlanda, e *Plasmopara viticola,* que causa o míldio da videira.

Os Chytridiomycota, ou quitrídias, são organismos unicelulares ou cenocíticos e são aquáticos; na maioria das espécies estudadas a parede celular contém quitina. Os esporos móveis e gametas têm um único flagelo liso, posterior. Embora a mitose nas quitrídias não seja especializada, ela pode estar relacionada ao grupo que deu origem aos fungos. *Allomyces* e um outro gênero afim são os únicos organismos não fotossintetizantes conhecidos que possuem alternância de gerações semelhante àquela das plantas e algas verdes.

Os organismos pseudoplasmodiais, divisão Acrasiomycota, são semelhantes a amebas e em uma fase de seu ciclo de vida ficam agregados para formar pseudoplasmódios. AMP cíclico desempenha o papel mais importante na agregação das amebas, formando os pseudoplasmódios que sofrem complexos padrões de diferenciação. Isto faz com que sejam usados como modelo neste campo de pesquisa. Células flageladas não são conhecidas. A reprodução sexuada acontece em pelo menos alguns membros desta divisão; esta reprodução ocorre por meio de macrocistos.

Os mixomicetos plasmodiais, divisão Myxomycota, podem existir como massas multinucleadas de protoplasma chamadas plasmódios, que são geralmente diplóides. Estes plasmódios formam por último os esporângios nos quais são formados os esporos diplóides. Ocorre meiose em cada um dos esporos e três dos núcleos resultantes desintegram-se deixando só um núcleo haplóide em cada esporo. Em condições favoráveis, os esporos dividem-se produzindo amebas que podem se tornar flageladas. Estas amebas ou células flageladas podem funcionar como gametas. Freqüentemente a formação de plasmódios ocorre após a fusão de gametas.

Três divisões de protistas fotossintetizantes e geralmente unicelulares são discutidas neste capítulo. Duas destas, Chrysophyta e Pyrrhophyta, possuem cloroplastos semelhantes que contêm clorofilas *a* e *c* e fucoxantina; seus cloroplastos, assim como aqueles das algas pardas (divisão Phaeophyta), podem ter tido origem comum e se estabelecido em algumas Pyrrhophyta e Chrysophyta através da ingestão de organismos que possuíam tais cloroplastos. Diferentes Pyrrhophyta, entretanto, têm diferentes tipos de cloroplastos e, provavelmente, adquiriram-nos ingerindo diferentes tipos de organismos. Num exemplo análogo, os cloroplastos da divisão Euglenophyta parecem ter se originado da divisão Chlorophyta, após ingestão de tais organismos.

As crisófitas são importantes componentes do fitoplâncton continental e marinho. Numerosos membros de uma das classes, Chrysophyceae, são pequenas algas encontradas em grandes quantidades no nanoplâncton. São importantes para a produtividade primária dos mares. As diatomáceas, classe Bacillariophyceae, consistem em pelo menos 5.600 espécies vivas de organismos unicelulares, peculiares por suas duplas paredes celulares de sílica. Nos últimos 100 milhões de anos, as diatomáceas têm sido importantes componentes do fitoplâncton marinho e continental. As únicas células flageladas do ciclo de vida das diatomáceas são os anterozóides, que foram observados em apenas algumas espécies. A terceira classe de Chrysophyta, as Xanthophyceae, consiste em organismos que não possuem o pigmento fucoxantina e são chamadas de algas verde-amareladas.

Os dinoflagelados (divisão Pyrrhophyta) são unicelulares, biflagelados e principalmente marinhos. Os dinoflagelados são caracterizados por dois flagelos, que batem em diferentes planos, fazendo com que o organismo gire. Placas rígidas de celulose, em geral estranhas na aparência, estão freqüentemente presentes em vesículas abaixo da membrana plasmática. Na sua forma simbiótica, quando são chamados de zooxantelas, os dinoflagelados são os maiores contribuintes para a produtividade dos recifes de coral; eles também ocorrem como simbiontes em muitos animais marinhos.

As euglenofíceas, divisão Euglenophyta, são um pequeno grupo de organismos cuja maioria é unicelular e ocorre em águas continentais. Possuem clorofila *a* e *b* e estocam carboidrato na forma incomum de um polissacarídeo denominado paramido. A parede celular está ausente, mas há uma série de estrias protéicas que, junto com a membrana plasmática, formam a película. As células possuem vacúolo contrátil e portam flagelos; os cloroplastos ocorrem em 30 dos cerca de 40 gêneros. A reprodução sexuada é desconhecida.

Sugestão para Leituras Adicionais

Bold, Harold C., and Michael J. Wynne: *Introduction to the Algae: Structure and Reproduction,* 2d ed., Prentice Hall, Inc., Englewood Cliffs, N.J., 1985.

Um trabalho detalhado de referências sobre algas, que contém grande quantidade de informações em todos os grupos; orientado taxonomicamente.

Corliss, John O.: "The Kingdom Protista and its 45 Included Phyla," *BioSystems* 17:87-126, 1984.

Um moderno sistema de todos os filos de protistas, com comentários sobre as possíveis relações filogenéticas entre os grupos maiores.

Gray, W.D., and Constantine J. Alexopoulos: *Biology of the Myxomycetes,* Ronald Press Co., John Wiley & Sons, Inc., New York, 1968.

Um livro muito bem escrito sobre a biologia dos mixomicetos plasmodiais, enfatizando aspectos ultra-estruturais, bioquímicos e fisiológicos.

Lembi, Carole A. and J. Robert Waaland: *Algae and Human Affairs,* Cambridge University Press, England, 1988.

Excelente coleção de trabalhos sobre interações positivas e negativas entre algas (bem como cianobactérias) e os seres humanos.

Margulis, Lynn, John O. Corliss, Michael Melkonian, and David J. Chapman (eds.): *Handbook of Protoctista,* Jones and Bartlett Publishers, Boston, 1990.

Um relato conclusivo sobre os organismos incluídos neste e no próximo capítulo.

Raper, Kenneth B.: *The Dictyostelids,* Princeton University Press, Princeton, N.J., 1984.

Uma excelente discussão sobre o crescimento, morfogênese e sistemática de organismos pseudoplasmodiais.

Ross, Ian K.: *Biology of the Fungi: Their Development, Regulation, and Associations,* McGraw-Hill Book Company, New York, 1979.

Um ótimo relato sobre os fungos, biologicamente orientado e dando ênfase às divisões tratadas neste capítulo.

Round, F.E.: *The Ecology of Algae,* Cambridge University Press, New York, 1981.

Um amplo e bem escrito tratado sobre ecologia de algas continentais e marinhas, organizado conforme os assuntos abordados.

Round, F.E., R.M. Crawford, and D.G. Mann: *The Diatoms: Biology and Morphology of the Genera,* Cambridge University Press, New York, 1990.

Uma excelente e ampla obra sobre a biologia de diatomáceas, precedido de um tratamento detalhado dos gêneros individualmente.

Sharnoff, Sylvia D.: "Beauties from a Beast: Woodland Jekyll and Hydes", *Smithsonian* 22:98-103, July 1991.

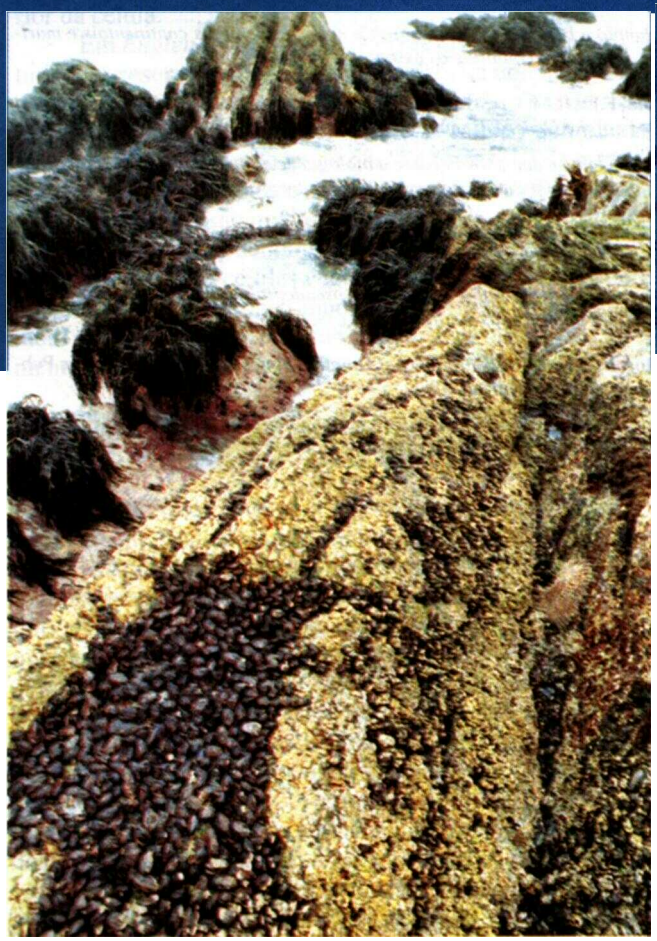
Um agradável artigo sobre organismos pseudoplasmodiais, acompanhado por empolgantes fotografias coloridas.

Taylor, F.J.R. (ed.): *The Biology of Dinoflagellates,* Blackwell Scientific Publications, Oxford, England, 1987.

O mais recente e amplo estudo sobre a biologia destes protistas ímpares.

CAPÍTULO 14

Protista II: Algas Vermelhas, Pardas e Verdes



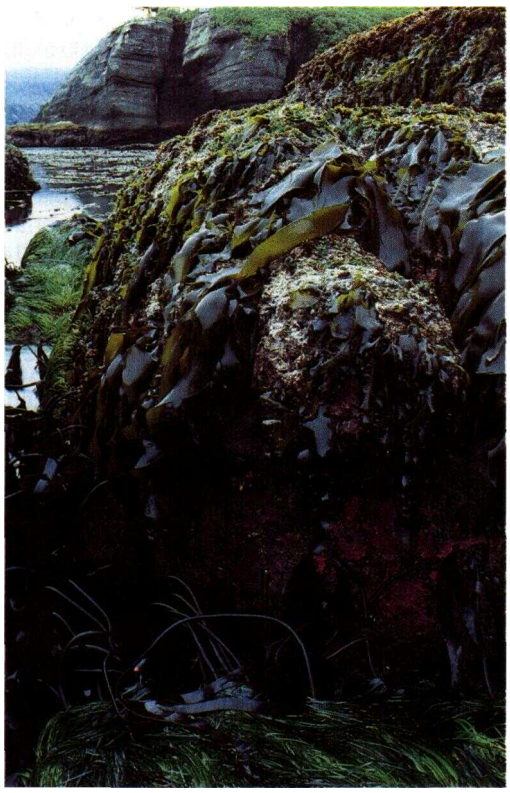
14.1
Algas sobre as rochas durante a maré baixa, fotografia realizada em Las Cruces, região central do Chile.

O mar aberto, o litoral e a terra são as três zonas com vida que formam a nossa biosfera. Destas zonas, o mar aberto e o litoral são os mais antigos, e nelas, as algas exercem uma função comparável à função exercida pelas plantas no ambiente terrestre, que por sua vez é a zona mais recente (Fig. 14.1). Freqüentemente, as algas são dominantes em habitats de água doce — tanques, riachos e lagos — onde podem ser os contribuintes mais importantes para a produtividade destes ecossistemas. Nos ambientes onde crescem, as algas apresentam um papel ecológico comparável àquele das plantas em habitats terrestres.

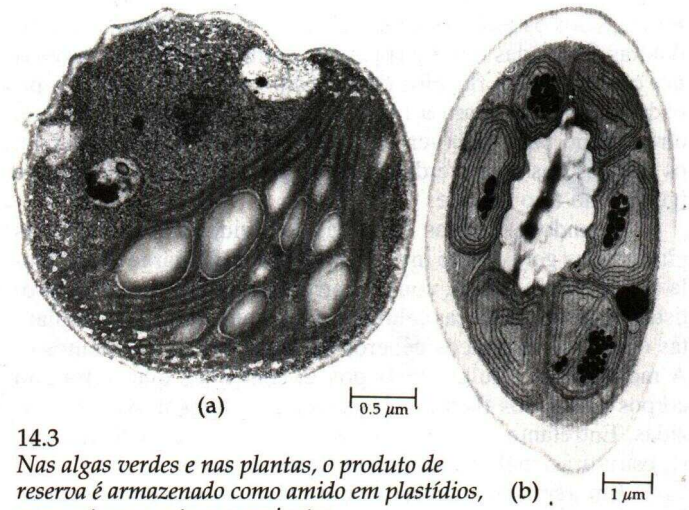
Ao longo dos costões rochosos podem ser encontradas as algas maiores e mais complexas, chamadas de algas marinhas bentônicas, que estão arranjadas tipicamente em faixas ou camadas bem distintas, visíveis em relação aos níveis de marés (Fig. 14.2). Sua complexidade estrutural reflete a sua habilidade em sobreviver nesta zona desafiadora, onde duas vezes ao dia elas estão sujeitas a amplas flutuações de umidade, temperatura, salinidade e luz, além da ação golpeante da arrebentação das ondas e da ação abrasiva das partículas de areia em suspensão.

Ancoradas ao longo da costa, além da zona de arrebentação, as algas fornecem proteção para a rica diversidade de organismos microscópicos, bem como para grandes peixes e invertebrados, que se alimentam de microorganismos e também entre si. Estes extensos crescimentos algais podem ser tão densos que são chamados de florestas. Por exemplo, na Califórnia, afastado da costa, existem enormes bancos de *kelps* gigantes — algas pardas cujas frondes largas, com 15 metros de comprimento, flutuam sobre caules sinuosos, com 30 metros ou mais, a partir de seus apressórios fixos no fundo. Vários carnívoros grandes, incluindo lontras marinhas e atuns, encontram alimento e refúgio nestes leitos de *kelps*, que são explorados pelo homem para fins alimentícios e industriais.

As três divisões de algas que são constituídas total ou parcialmente por organismos multicelulares — algas macroscópicas — formam o assunto deste capítulo. Estas algas formam bancos ao longo da costa e às vezes flutuam livres no oceano aberto, como no Mar dos Sargaços, uma ampla área do Atlântico norte. Uma dessas divisões, a das algas verdes (divisão Chlorophyta), também inclui muitas espécies de algas unicelulares, algumas das quais são importantes contribuintes para a produtividade do



14.2
Rochas ao longo da costa da ilha Tatoosh, Washington, mostrando as diferentes faixas de espécies de algas, do nível inferior ao superior das marés.



14.3
Nas algas verdes e nas plantas, o produto de reserva é armazenado como amido em plastídios, enquanto que outros eucariontes fotossintetizantes armazenam seus produtos de reserva no citoplasma. (a) Chlorella, *uma alga verde, com grandes grãos de amido levemente corados, nos plastídios.* (b) *Massas de grãos de amido das florídeas circundados pelos plastídios são vistas no citoplasma de* Batrachospermum moniliforme, *uma alga vermelha.*

plâncton, tanto no ambiente marinho quanto no de água doce. As algas verdes são extremamente diversas e de interesse especial porque constituem o grupo que provavelmente originou as plantas, * em um evento que ocorreu há mais de 430 milhões de anos. Apesar de não existir uma espécie de alga verde que seja exatamente semelhante ao ancestral das plantas, muitas conservam algumas de suas prováveis características.

Além das algas verdes, que vivem em habitats marinhos, continentais e mesmo terrestres, há duas outras divisões constituídas por algas, primariamente multicelulares e marinhas: as algas vermelhas (divisão Rhodophyta) e as algas pardas (divisão Phaeophyta). Além de seus abundantes representantes marinhos, existem poucos gêneros de algas vermelhas e pardas de ambientes de água doce. Todas as algas pardas são multicelulares, enquanto poucas algas vermelhas são unicelulares.

Características das Algas Vermelhas, Pardas e Verdes

Como discutido no capítulo anterior, os cloroplastos das algas vermelhas, pardas e verdes diferem em suas características bioquímicas. Nas algas vermelhas, os cloroplastos contêm clorofila *a* e ficobilinas. Estes cloroplastos são similares a cianobactérias, um grupo antigo do qual as algas vermelhas provavelmente se originaram, através da incorporação de cianobactérias, como elementos simbiônticos, pelas células de algas vermelhas ancestrais. As algas verdes, ao contrário, possuem cloroplastos contendo clorofilas *a* e *b* e carotenóides, substâncias encontradas também nos cloroplastos de euglenóides e de plantas, os quais são descendentes das algas verdes. Apesar de os cloroplastos das algas verdes apresentarem algumas semelhanças bioquímicas a *Prochloron* (ver Fig. 11.2), a evidência acumulada é equívoca se lhes são, ou não, relacionados diretamente aos cloroplastos das algas vermelhas (ou seja, cianobactérias). Finalmente, os cloroplastos marrom-dourados das algas pardas que contêm clorofilas *a* e *c* poderiam estar relacionados diretamente às cianobactérias, as quais teriam sofrido mudanças bioquímicas após a simbiose, ou a algum grupo desconhecido (ou possivelmente extinto) de bactérias.

Os membros destas três divisões consideradas neste capítulo diferem extremamente em muitas outras características, algumas das quais estão sumarizadas no Quadro 13.1. Como as plantas, as algas verdes armazenam sua substância de reserva, o amido, dentro dos cloroplastos (Fig. 14.3a). Todos os outros grupos de eucariontes fotossintetizantes armazenam as substâncias de reserva fora dos cloroplastos (Fig. 14.3b). A substância de reserva das algas vermelhas é o amido das florídeas, um polímero que se assemelha à fração amilopectina do amido verdadeiro e não à fração amilose, sendo portanto mais semelhante ao glicogênio do que ao amido. Os produtos de reserva das algas pardas são armazenados como laminarina — outro polímero de glicose, no qual as unidades têm uma ligação que difere daquela encontrada no amido — e como manitol.

Apesar de a celulose ser encontrada nas paredes das células de algumas algas vermelhas, pardas e verdes, as paredes celulares diferem principalmente na sua constituição, tanto dentro quanto entre estes grupos. Além disso, existem muitas outras diferenças. Nas algas vermelhas, os flagelos estão ausen-

*N. T.: O termo **plantas** refere-se às briófitas e às plantas vasculares, pois os autores consideram as algas dentro do reino **PROTISTA**, embora outros autores incluam as algas no reino **PLANTAE**.

tes em todos os estágios de seu ciclo de vida. As células reprodutoras flageladas das algas pardas, como aquelas encontradas nas crisófitas, têm flagelos desiguais — um flagelo do tipo pinado direcionado para a frente e um flagelo do tipo chicote, direcionado para trás (ver Fig. 2.22). Em um nítido contraste, os flagelos das algas verdes (quando presentes) são geralmente iguais e do tipo chicote.

Quando as células das algas se dividem, as membranas plasmáticas geralmente invaginam a partir da margem da célula (sulco de clivagem), como ocorre em animais, fungos e protistas. Entretanto, placas celulares semelhantes àquelas das plantas ocorrem em poucos gêneros de algas verdes filamentosas. A maioria das células algais possui centríolos que se tornam corpos basais dos flagelos de quaisquer células móveis produzidas. Entretanto, nas algas vermelhas existem, evidentemente, estruturas análogas chamadas **anéis polares.**

Em geral, os membros multicelulares das divisões aqui discutidas não possuem uma formação complexa de tecidos, semelhante àquela encontrada em plantas vasculares. Certos *kelps* (algas pardas), entretanto, possuem um feixe central de células condutoras que se assemelham aos elementos crivados das plantas vasculares. As estruturas de reprodução das algas são geralmente células únicas e não estruturas multicelulares com envoltórios protetores formados por células estéreis, tais como os encontrados em plantas (ver Cap. 15). Entretanto, algumas espécies de algas verdes possuem estruturas de reprodução com complexidade intermediária, representando tipos de estágios intermediários que ocorreram na evolução da reprodução vegetal.

Diversos tipos de ciclos de vida ocorrem nas algas vermelhas, pardas e verdes. As algas verdes possuem ciclos de vida com meiose gamética, espórica e zigótica (ver Fig. 10.10), ao passo que as algas vermelhas apresentam meiose espórica ou zigótica. As algas pardas possuem ciclos de vida com meiose gamética ou espórica, mas não zigótica, que ocorre, entretanto, nas crisófitas, uma divisão relacionada.

As três divisões de algas discutidas neste capítulo são grupos antigos, diferindo nitidamente em suas características. Fósseis similares às algas verdes unicelulares ocorrem na Formação Bitter Springs da Austrália Central e possuem aproximadamente 900 milhões de anos. Os fósseis de algas vermelhas, com idade de pelo menos 700 milhões e talvez com mais de 1,1 bilhão de anos, foram registrados em 1990 e os ancestrais unicelulares das três divisões descritas neste capítulo evoluíram, sem dúvida, muito mais cedo. A partir do período Cambriano, há no mínimo 550 milhões de anos, as grandes algas verdes sifonáceas (cenocíticas) evoluíram. Outras linhas evolutivas de algas verdes multicelulares apareceram ao longo da era Paleozóica; por exemplo, os mais antigos *stoneworts,* representantes do ramo mais diferenciado das algas verdes, datam do final do período Siluriano, cerca de 420 milhões de anos atrás. Deste mesmo período, aproximadamente, datam os fósseis das algas verdes, tais como *Parka,* que aparentemente era semelhante à alga verde atual *Coleochaete* (ver adiante). As algas verdes citadas e as vermelhas que possuíam paredes celulares calcificadas são as mais bem representadas no registro fóssil, por razões óbvias; as algas pardas são pobremente representadas nos registros fósseis.

Algas Vermelhas: Divisão Rhodophyta

As algas vermelhas são particularmente abundantes nas águas tropicais quentes, apesar de serem encontradas também nas regiões mais frias do mundo; existem cerca de 4.000 espécies. Pouco mais de 100 espécies diferentes de algas vermelhas ocorrem em ambientes de água doce, mas no mar, o número de espécies é maior do que o das algas pardas e verdes juntas — que são as duas outras divisões incluídas nas algas marinhas bentônicas. As algas vermelhas geralmente crescem presas às rochas ou sobre outras algas; existem algumas poucas formas flutuantes e poucas espécies são unicelulares ou coloniais. A maioria das algas vermelhas é estruturalmente complexa (Figs. 14.4 e 14.5).

Os cloroplastos das algas vermelhas contêm ficobilinas, pigmentos acessórios solúveis em água, que mascaram a cor da clorofila *a* e dão às algas vermelhas sua cor característica. Estes pigmentos são particularmente bem adaptados à absorção da luz verde e azul-esverdeada que penetra nas águas profundas, onde as algas vermelhas estão bem representadas. Os cloroplastos das algas vermelhas assemelham-se bioquímica e estruturalmente às cianobactérias e, muito provavelmente, este grupo deu origem às algas vermelhas, após um evento endossimbiôntico.

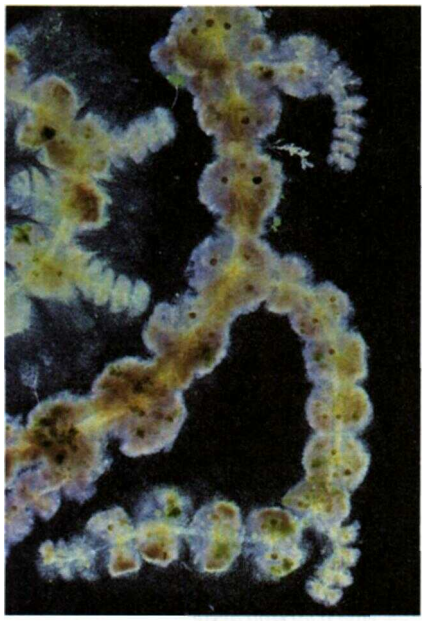
As algas vermelhas são peculiares entre as algas e únicas entre os maiores grupos de organismos aquáticos, por não possuírem células flageladas, como já foi mencionado. Ao contrário das algas verdes e pardas, as algas vermelhas possuem anéis polares em lugar dos centríolos. Várias espécies de algas vermelhas produzem terpenóides tóxicos incomuns que auxiliam na defesa contra os herbívoros.

As paredes celulares da maioria das algas vermelhas incluem um componente interno rígido formado por microfibrilas, que pode ser celulose ou outro polissacarídeo e uma matriz mucilaginosa, geralmente um polímero de galactose sulfatada, tal como ágar ou carragenano (ver Algas e Atividades Humanas, adiante, neste capítulo). É esta matriz mucilaginosa que confere às algas vermelhas a flexibilidade e a textura escorregadia, características deste grupo.

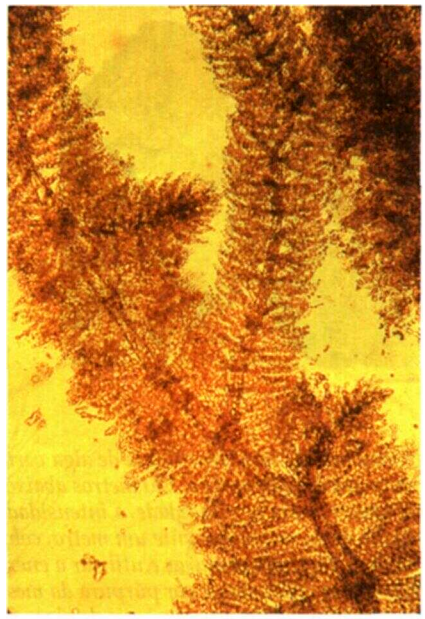
Além disso, certas espécies de algas vermelhas depositam carbonato de cálcio em suas paredes celulares. Muitas destas algas são especialmente resistentes e duras e constituem a família Corallinaceae (algas coralináceas). As algas coralináceas são comuns em todos os oceanos do mundo, crescendo sobre substratos estáveis, onde recebem luz suficiente (Fig. 14.5b,c). Uma espécie de alga coralinácea incrustante foi encontrada a 268 metros, a maior profundidade já registrada para um organismo fotossintetizante (Fig. 14.6). Esta profundidade está a mais de 100 metros abaixo daquela na qual a luz solar normalmente penetra.

As algas coralináceas exercem um papel importante na construção de recifes de coral. Na verdade, a produtividade destes recifes e sua habilidade em crescer nas águas tropicais relativamente inférteis dependem diretamente das algas coralináceas e dos dinoflagelados simbiônticos ou zooxantelas, encontrados dentro dos próprios corais (ver Fig. 13.20). As espécies de algas coralináceas construtoras de recifes são, geralmente, não-articuladas (Fig. 14.5c), enquanto muitas das outras coralináceas são conspicuamente articuladas (Fig. 14.5b). Algumas espécies formam crostas sobre as rochas (Fig. 14.6). Como já foi visto, as algas coralináceas são um grupo antigo, com possíveis fósseis conhecidos desde o período Pré-Cambriano, há mais de 700 milhões de anos.

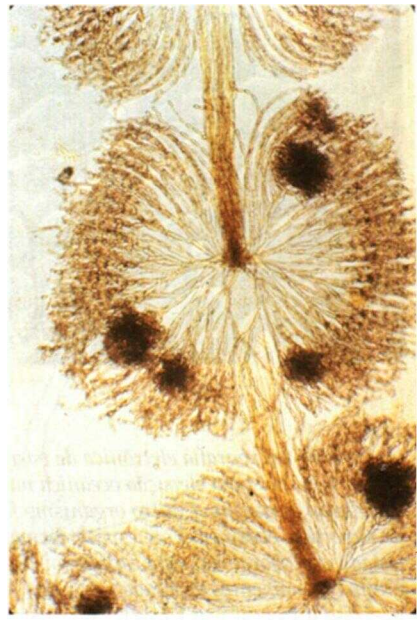
A maioria das algas vermelhas é composta de filamentos, que freqüentemente estão densamente entrelaçados e unidos pela mucilagem da matriz intercelular. Formas mais simples, tais como a alga vermelha de água doce *Batrachospermum,* são compostas de filamentos muito ramificados (ver Fig. 14.4). O crescimento nas algas vermelhas filamentosas inicia-se através



(a)

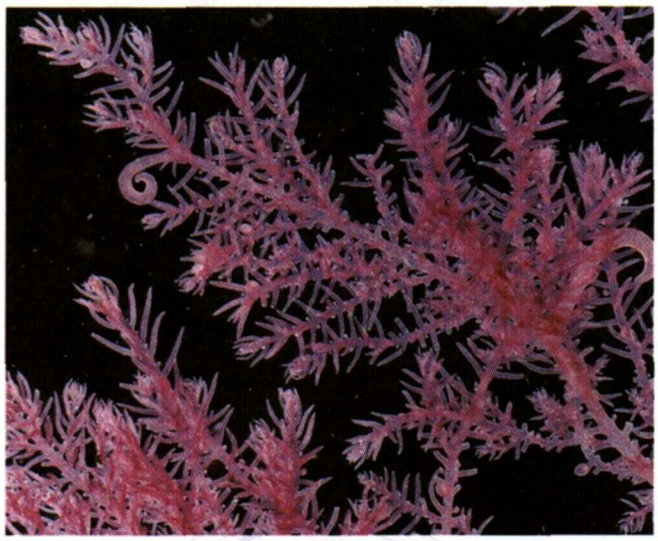


(b)

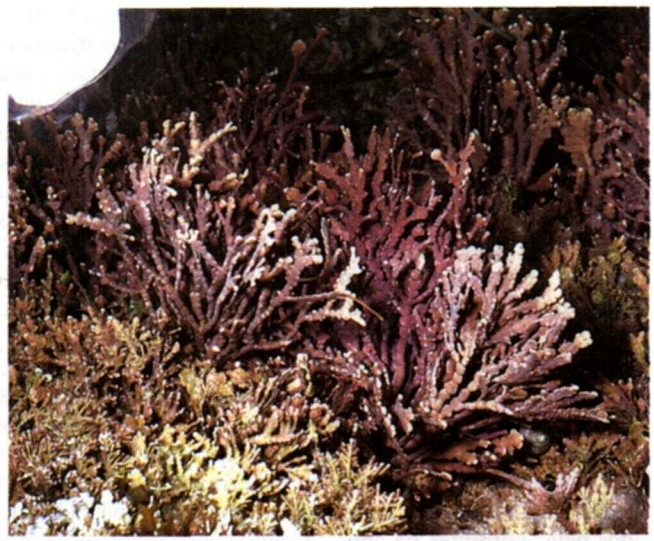


(c)

14.4
(a) *A alga vermelha simples e filamentosa,* Batrachospermum moniliforme. *Os eixos ramificados, gelatinosos e moles desta alga vermelha de água doce são freqüentemente encontrados em riachos, tanques e lagos frios, por todo o mundo.* (b) Batrachospermum sirodotia, *apresentando os verticilos de ramos laterais.* (c) *Dois carposporófitos de* Batrachospermum.



(a)

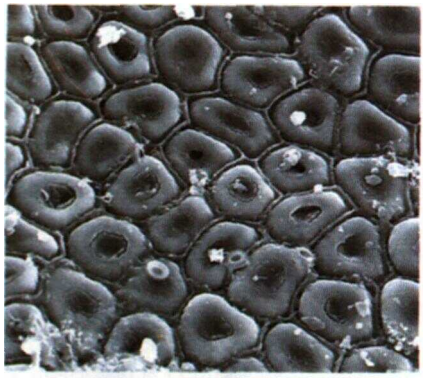


(b)

14.5
(a) *Em* Bonnemaisonia hamifera, *a estrutura basicamente filamentosa das algas vermelhas é claramente evidente. Os filamentos ramificados desta espécie apresentam a forma de ganchos, que se prendem a outras algas.* (b) *Algas coralináceas articuladas em uma poça de maré na Califórnia.* (c) Porolithon craspedium, *alga coralinácea não articulada, construtora de recifes.* (d) *Musgo irlandês* (Chondrus crispus), *uma importante fonte de carragenano.*

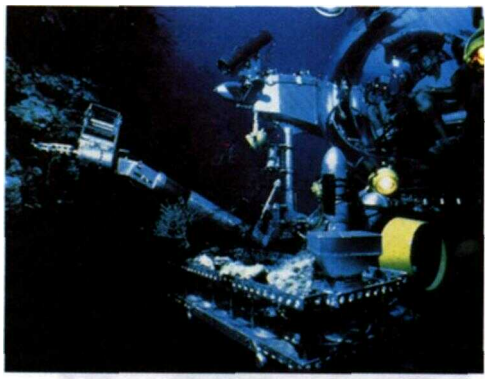
(c)

(d)



(a)

(b)



(c)

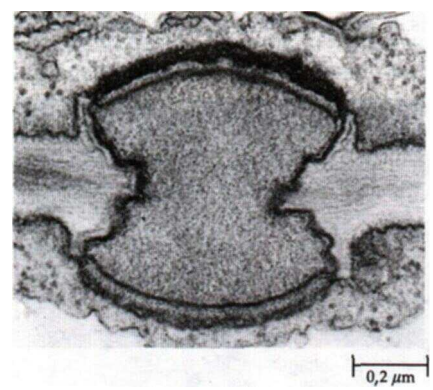
14.6
(a) *Elétron-micrografia eletrônica de varredura de uma espécie não identificada de alga vermelha crostosa, encontrada a uma profundidade de 268 metros, em uma elevação oceânica nas Bahamas, aproximadamente a 100 metros abaixo dos limites inferiores estabelecidos para a ocorrência de qualquer outro organismo fotossintetizante. Nesta profundidade, a intensidade luminosa foi estimada em 0,0005% do seu valor na superfície oceânica. Esta espécie forma uma mancha de aproximadamente um metro, cobrindo cerca de 10% da superfície rochosa. Quando testada em laboratório, esta espécie foi 100 vezes mais eficiente em capturar e utilizar a energia luminosa do que espécies aparentadas que vivem em ambientes de águas rasas.* (b) *Algas coralináceas crostosas de cor púrpura da mesma elevação oceânica.* (c) *O submersível de pesquisa* Johnson Sea Link I. *Os registros da maior profundidade de ocorrência de algas foram feitos com o auxílio deste equipamento.*

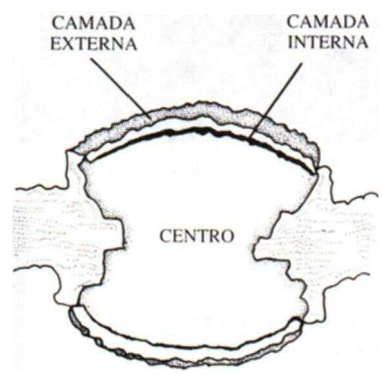
de uma única célula apical em forma de domo, que se divide seqüencialmente em segmentos, formando um eixo. Este eixo, por sua vez, forma verticilos de ramos laterais (Fig. 14.4b). Muitas algas vermelhas são multiaxiais — isto é, constituídas de vários filamentos coesos, formando um corpo tridimensional. Em tais formas, os filamentos são interconectados secundariamente, formando uma rede dentro de uma matriz mucilaginosa comum. Em muitas algas vermelhas, as ligações celulares são características distintivas das paredes. Estes tampões em forma de lentes estão presos às paredes por seus sulcos equatoriais (Fig. 14.7). Poucos gêneros, tais como *Porphyra,* possuem células justapostas formando lâminas de uma ou duas camadas. Apesar de existirem poucas algas vermelhas unicelulares, um dos membros da divisão mais extensivamente estudado, o gênero *Porphyridium,* inclui-se neste grupo.

O histórico de vida da maioria das algas vermelhas consiste em três fases: (1) um gametófito haplóide; (2) uma fase diplóide, chamada **carposporófito;** e (3) outra fase diplóide, chamada **tetrasporófito** (Fig. 14.8). As algas masculinas (geração gametofítica) produzem espermatângios, que liberam espermácios, gametas masculinos não móveis que são carregados pelas correntes da água. A célula sexual feminina, o **carpogônio,** desenvolve uma tricogine longa, semelhante a um pêlo, que é similar em estrutura e função às tricogines dos ascomicetos (ver Cap. 12). Quando o espermácio entra em contato com a tricogine os dois se fundem. O núcleo masculino migra em direção ao núcleo do carpogônio e se fundem.

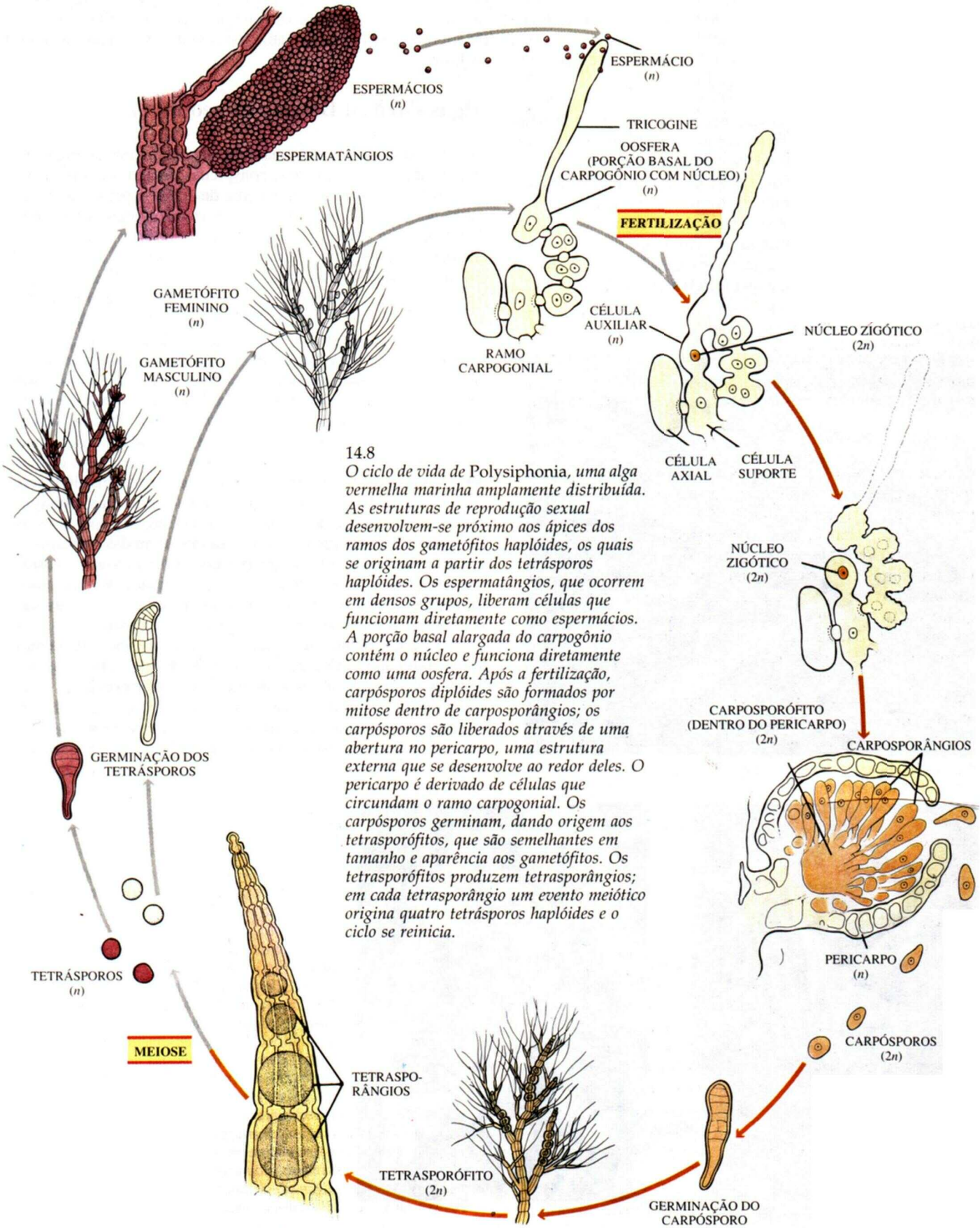
Nas algas vermelhas mais simples, tais como o gênero filamentoso *Batrachospermum,* a geração carposporofítica diplóide (Fig. 14.4c) desenvolve-se diretamente a partir do carpogônio fertilizado. *Batrachospermum* não apresenta o tetrasporófito. O carposporófito produz **carpósporos** que, ao serem liberados, germinam formando uma fase filamentosa microscópica.* A meiose ocorre diretamente nas células apicais destes filamentos,

*N.T.: O ciclo de vida de *Batrachospermum* foi por nós atualizado conforme a literatura recente.





14.7
Uma ligação celular na alga vermelha Palmaria. *Ligações celulares são tampões em forma de lentes que se formam entre as células das algas vermelhas, quando estas se dividem. Estas ligações são também formadas, freqüentemente, entre as células de filamentos adjacentes. A região central das ligações celulares é constituída de material protéico e as camadas externas são, em parte, formadas por polissacarídeos.*



14.8
O ciclo de vida de Polysiphonia, *uma alga vermelha marinha amplamente distribuída. As estruturas de reprodução sexual desenvolvem-se próximo aos ápices dos ramos dos gametófitos haplóides, os quais se originam a partir dos tetrásporos haplóides. Os espermatângios, que ocorrem em densos grupos, liberam células que funcionam diretamente como espermácios. A porção basal alargada do carpogônio contém o núcleo e funciona diretamente como uma oosfera. Após a fertilização, carpósporos diplóides são formados por mitose dentro de carposporângios; os carpósporos são liberados através de uma abertura no pericarpo, uma estrutura externa que se desenvolve ao redor deles. O pericarpo é derivado de células que circundam o ramo carpogonial. Os carpósporos germinam, dando origem aos tetrasporófitos, que são semelhantes em tamanho e aparência aos gametófitos. Os tetrasporófitos produzem tetrasporângios; em cada tetrasporângio um evento meiótico origina quatro tetrásporos haplóides e o ciclo se reinicia.*

dando origem ao gametófito. Nas algas vermelhas mais evoluídas, o núcleo diplóide, formado pela fusão do núcleo do espermácio com o núcleo feminino, dentro do carpogônio, é transferido para uma segunda célula, a célula auxiliar, a partir da qual o carposporófito se desenvolve. *Polysiphonia* fornece um exemplo deste tipo de ciclo de vida (Fig. 14.8).

Na maioria das algas vermelhas, as gerações gametofítica e tetrasporofítica são semelhantes entre si, e portanto são chamadas de gerações isomórficas, como em *Polysiphonia*. As algas coralináceas, por exemplo, possuem ciclos de vida isomórficos. Nelas e em outras algas vermelhas com este tipo de ciclo de vida, os carpósporos diplóides, formados dentro dos **carposporângios,** são liberados e se desenvolvem em tetrasporófitos de vida livre. O tetrasporófito produz um outro tipo de estrutura produtora de esporos, o **tetrasporângio.** Cada tetrasporângio sofre meiose, originando quatro **tetrásporos** haplóides. Na germinação, cada tetrásporo produz um gametófito. Um número crescente de ciclos de vida heteromórficos está sendo descoberto, onde os tetrasporófitos são ou microscópicos e filamentosos, ou em forma de crosta delgada, fortemente aderida ao substrato rochoso.

Algas Pardas: Divisão Phaeophyta

As algas pardas, um grupo quase totalmente marinho, compreendem as algas marinhas mais conspícuas de águas temperadas. Apesar de existirem somente cerca de 1.500 espécies, as algas pardas dominam os costões rochosos em todas as regiões mais frias do mundo (Fig. 14.9). As maiores algas pardas da ordem Laminariales, parte das quais forma extensas coberturas a pouca distância da costa, são chamadas *kelps*. Em águas claras, as algas pardas ocorrem desde o nível da maré baixa até uma profundidade de 20 a 30 metros; em costões com declividade suave, elas podem estender-se por 5 a 10 quilômetros da costa. Mesmo nos lgas pardas são menos comuns, ocorrem imen- tes de *Sargassum* (Fig. 14.10), em áreas como os (assim denominado devido à abundância de eano Atlântico, a nordeste das ilhas do Caribe. das variam de tamanho, desde formas micros- iores algas marinhas conhecidas. Suas células te numerosos plastídios em forma de disco, , que têm similaridades estruturais e bioquí- tídios das crisófitas (ver Cap. 13), com as quais o uma origem comum. Além das clorofilas *a* os das algas pardas também contêm vários luindo uma grande quantidade de fucoxanti- que proporciona aos membros desta divisão scuro ou verde-oliva característica.

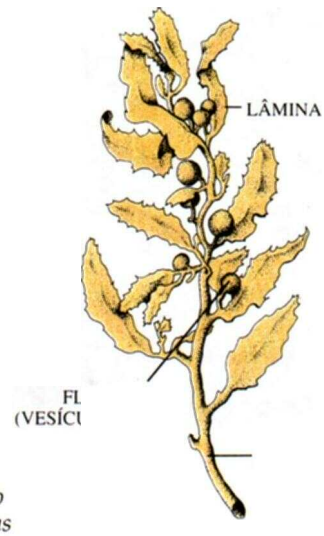
rdas mais simples são organismos filamento- tais como *Ectocarpus* (Fig. 14.11), no qual o e por meio de **meristemas intercalares** loca- ntos. Nas algas pardas mais especializadas, os nidos em uma matriz comum, formando uma los tipos mais complexos, forma-se uma estru-

(a)

(b)

(c)

14.9
Algas pardas. (a) Bull kelp (Durvillea antarctica) *exposto durante a maré baixa na Nova Zelândia.* (b) *Detalhe do* kelp Laminaria, *mostrando apressórios, estipes e as bases de várias frondes.* (c) Rockweed (Fucus vesiculosus) *cobre densamente praias rochosas que ficam expostas na maré baixa. Quando submersas, as vesículas de ar elevam as lâminas em direção à luz. As taxas fotossintéticas de algas marinhas freqüentemente expostas são de uma a sete vezes maiores no ar do que na água, enquanto as taxas são maiores na água para aquelas algas que raramente ficam expostas. Esta diferença explica, em parte, a distribuição vertical das algas nas regiões entre marés.*



(a)

(b)

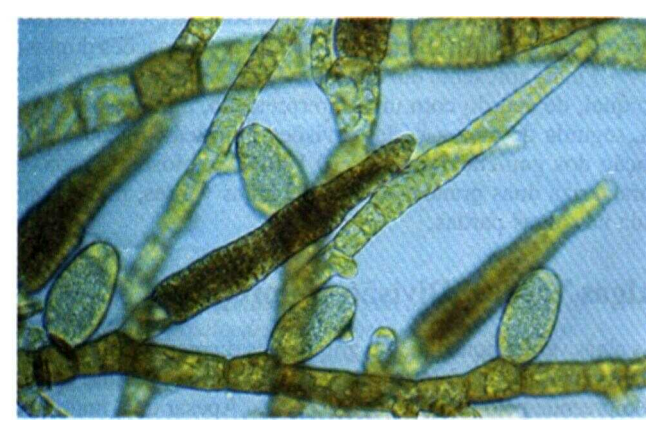
14.10
(a) *A alga parda* Sargassum *apresenta um padrão complexo de organização.* Sargassum, *assim como* Fucus, *é um membro da ordem Fucales e tem um ciclo de vida como aquele mostrado na Fig. 14.14. (b) Duas espécies deste gênero, nas quais falta a reprodução sexuada, formam as grandes massas flutuantes do Mar dos Sargaços.*

tura celular tridimensional, composta de um tecido semelhante ao parênquima das plantas.

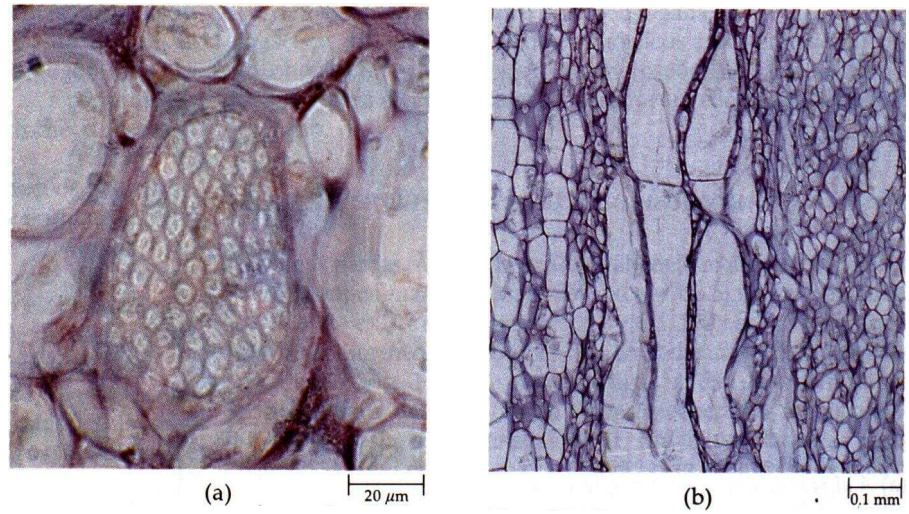
Os *kelps* gigantes, tais como *Laminaria*, são diferenciados em regiões denominadas **apressório**, **estipe** e **lâmina**, com a região meristemática localizada entre a lâmina e o estipe (ver Fig. 14.9b). O padrão de crescimento, resultante deste tipo de atividade meristemática, é particularmente importante na utilização comercial de *Macrocystis*, que é colhido ao longo da costa da Califórnia. Quando as lâminas mais velhas são cortadas na superfície pelos barcos-coletores de kelps, Macrocystis é capaz de se regenerar, a partir de suas porções mais profundas. Os *kelps* gigantes, tais como *Macrocystis* e *Nereocystis*, podem ter mais de 60 metros de comprimento; eles crescem muito rápido, de forma que uma quantidade considerável de material fica disponível para a colheita. Um dos mais importantes produtos derivados dos *kelps* é um material intercelular mucilaginoso denominado ácido algínico, o qual é importante como estabilizante e emulsificante de alguns alimentos e tintas e como revestimento de papel.

A estrutura interna dos *kelps* é complexa. Alguns apresentam, no centro do estipe, células alongadas que são modificadas para a condução de produtos da fotossíntese, assemelhando-se às células do floema das plantas vasculares (Fig. 14.12). Estas células alongadas dos *kelps* possuem placas crivadas e são capazes de conduzir material rapidamente, a taxas tão altas quanto 60 centímetros por hora, desde as lâminas que estão na superfície da água até as regiões mais inferiores do estipe e do apressório, pobremente iluminadas. A translocação lateral, das camadas fotossintéticas mais externas para as células mais internas, ocorre em muitos *kelps* relativamente espessos. O manitol é o material primário, que é translocado juntamente com os aminoácidos.

Fucus (ver Fig. 14.9c) é uma alga parda ramificada dicotomicamente que possui **vesículas de ar** próximas das extremidades de suas lâminas. O padrão de diferenciação de *Fucus*, porém, assemelha-se àquele dos *kelps*. *Sargassum* (ver Fig. 14.10) apresenta afinidades com *Fucus*. Algumas espécies de *Sargassum* permanecem fixas, enquanto em outras os indivíduos formam massas flutuantes nas quais faltam apressórios; em certas espécies ocorrem ambas as formas. *Fucus* e *Sargassum* crescem por meio de divisões sucessivas, a partir de uma única célula apical e não a partir de um meristema intercalar, como é característico dos *kelps*.



14.11
Ectocarpus, *uma alga parda que possui filamentos simples ramificados. Esta fotomicrografia de* E. siliculosus *mostra esporângios uniloculares (as estruturas claras, curtas e arredondadas) e esporângios pluriloculares (as estruturas escuras mais longas), os quais ocorrem sobre esporófitos. A meiose ocorre nos esporângios uniloculares.* Ectocarpus *ocorre em águas rasas e estuários em todo o mundo, desde as águas frias do Ártico e Antártico, até os trópicos.*



14.12
Algumas algas pardas, tais como o kelp *gigante* Macrocystis *integrifolia, desenvolveram tubos crivados comparáveis àqueles encontrados nas plantas vasculares.* (a) *Corte transversal mostrando uma placa crivada.* (b) *Corte longitudinal de parte de um estipe, com tubos crivados, os elementos relativamente largos no centro da figura. Os componentes dos tubos crivados são ligados de extremidade a extremidade pelas placas crivadas, as quais aparecem como paredes transversais estreitas.*

Os ciclos de vida da maioria das algas pardas envolvem uma alternância de gerações e, conseqüentemente, meiose espórica (ver Fig. 10.10c). Os gametófitos das algas pardas mais primitivas produzem estruturas reprodutivas multicelulares chamadas **gametângios pluriloculares**, que podem funcionar como gametângios masculinos ou femininos, ou ainda, produzir esporos haplóides flagelados, que dão origem a novos gametófitos. Os esporófitos diplóides produzem tanto **esporângios pluriloculares**, quanto **uniloculares** (ver Fig. 14.11). Os esporângios pluriloculares formam zoósporos diplóides que produzem novos esporófitos. A meiose ocorre dentro dos esporângios uniloculares, produzindo zoósporos haplóides que germinam para produzir gametófitos.

Em *Ectocarpus*, o gametófito e o esporófito são similares em tamanho e aparência (isomórficos). Muitas das maiores algas pardas, incluindo os *kelps*, passam por uma alternância de gerações heteromórficas — um esporófito grande e um gametófito microscópico, como em *Laminaria* (Fig. 14.13). Os esporângios uniloculares de *Laminaria* são produzidos na superfície das lâminas maduras. Metade dos zoósporos que os esporângios produzem desenvolve-se em gametófitos masculinos e metade em gametófitos femininos. Os gametângios pluriloculares originados nestes gametófitos, de acordo com uma teoria, tornaram-se modificados durante o curso de sua evolução em anterídios unicelulares, cada um liberando um único anterozóide, e em oogônios unicelulares, cada um com uma única oosfera. O zigoto resultante da fecundação, em *Laminaria,* permanece preso ao gametófito feminino e se desenvolve em um novo esporófito. Em vários gêneros de algas pardas, os gametas femininos atraem os gametas masculinos secretando hidrocarbonetos olefínicos (hidrocarbonetos de cadeia aberta com uma ou mais ligações duplas).

Fucus apresenta um ciclo de vida peculiar (ver Fig. 14.14) no qual, de acordo com uma interpretação, a meiose é gamética, seguida de uma a várias divisões mitóticas, levando à produção dos gametas (ver Fig. 10.10b). A meiose zigótica, que caracteriza duas grandes classes de algas verdes, não é conhecida nas algas pardas.

Algas Verdes: Divisão Chlorophyta

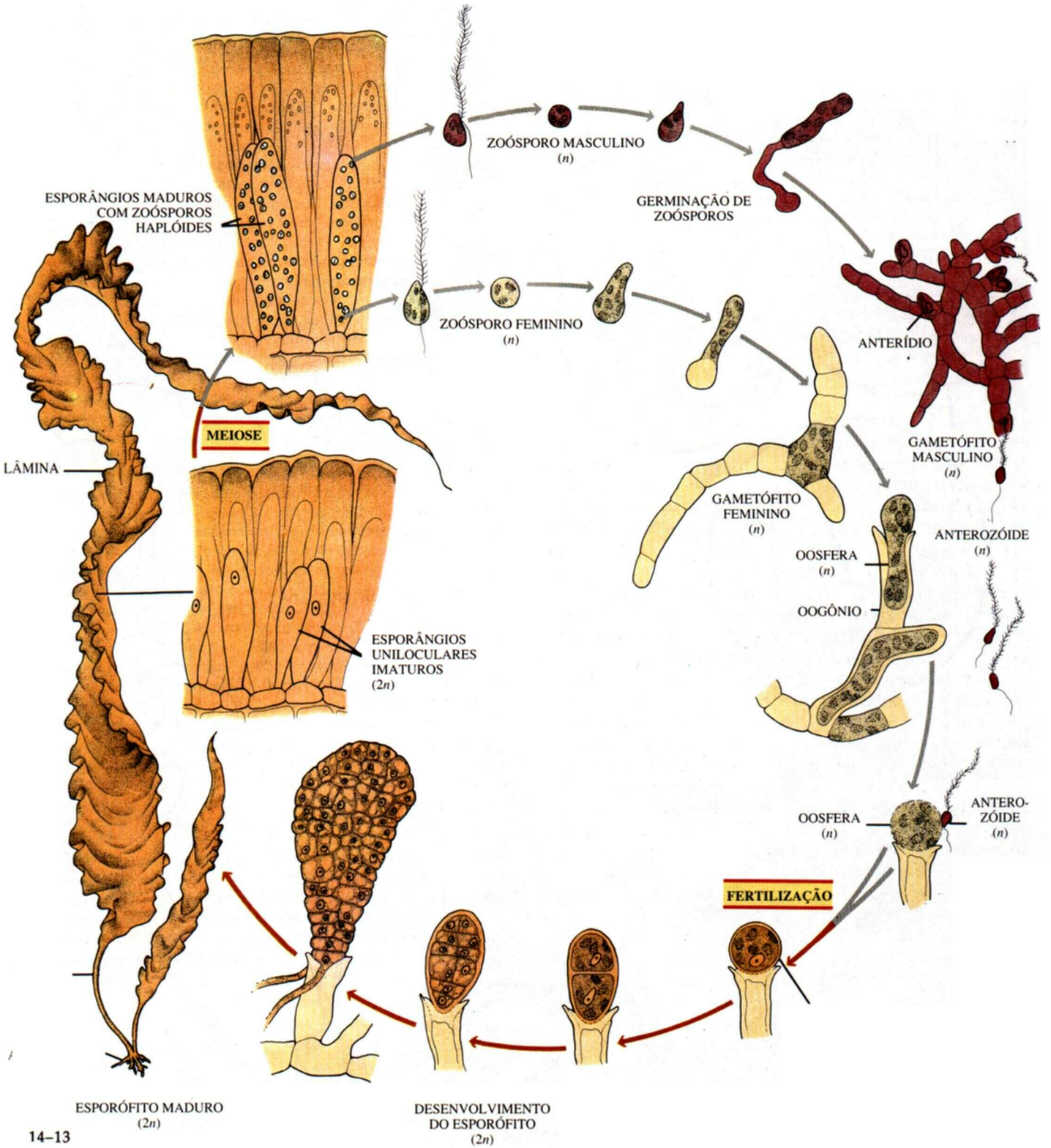
As algas verdes constituem o grupo mais diversificado de todas as algas, tanto na morfologia quanto no histórico de vida. O grupo compreende pelo menos 7.000 espécies. Apesar de a maioria das algas verdes ser aquática, elas também são encontradas em uma ampla variedade de habitats, incluindo a superfície da neve (Fig. 14.15), os troncos das árvores, o solo e as associações simbiônticas com os fungos — constituindo os liquens — protozoários e hidras. Algumas algas verdes — tais como as espécies dos gêneros unicelulares *Chlamydomonas* e *Chloromonas*, encontradas crescendo sobre a superfície da neve, e *Trentepohlia*, uma alga filamentosa que cresce sobre rochas e ramos ou troncos de árvores — produzem grandes quantidades de carotenóides como uma proteção contra a luz intensa. Estes pigmentos acessórios conferem à alga uma coloração laranja, vermelha ou ferrugem. A maioria das algas verdes aquáticas é encontrada em água doce, mas muitos grupos são marinhos. Muitas algas verdes são microscópicas, mas algumas das espécies marinhas são grandes; *Codium magnum* do México, por exemplo, alcança algumas vezes uma largura de 25 centímetros e um comprimento maior que 8 metros.

As algas da divisão Chlorophyta assemelham-se às plantas em várias características importantes. Elas contêm clorofilas *a* e *b*; armazenam amido como reserva dentro dos plastídios (algas verdes e plantas são os dois únicos grupos que o fazem); e têm paredes celulares rígidas compostas, em alguns gêneros, de polissacarídeos tais como celulose com uma matriz de hemicelulose e substâncias pécticas incorporadas à celulose. Além disso, em algumas algas verdes, a estrutura microscópica das células reprodutivas flageladas assemelha-se à dos anterozóides das plantas. Muitos outros aspectos bioquímicos, como a produção de fitocromo (ver Cap. 26), em pelo menos um gênero de alga verde, e a produção de substâncias semelhantes à lignina, por outro, também indicam que há uma relação muito próxima entre os dois grupos. Por estas razões, as algas verdes são consideradas o grupo do qual as plantas se originaram.

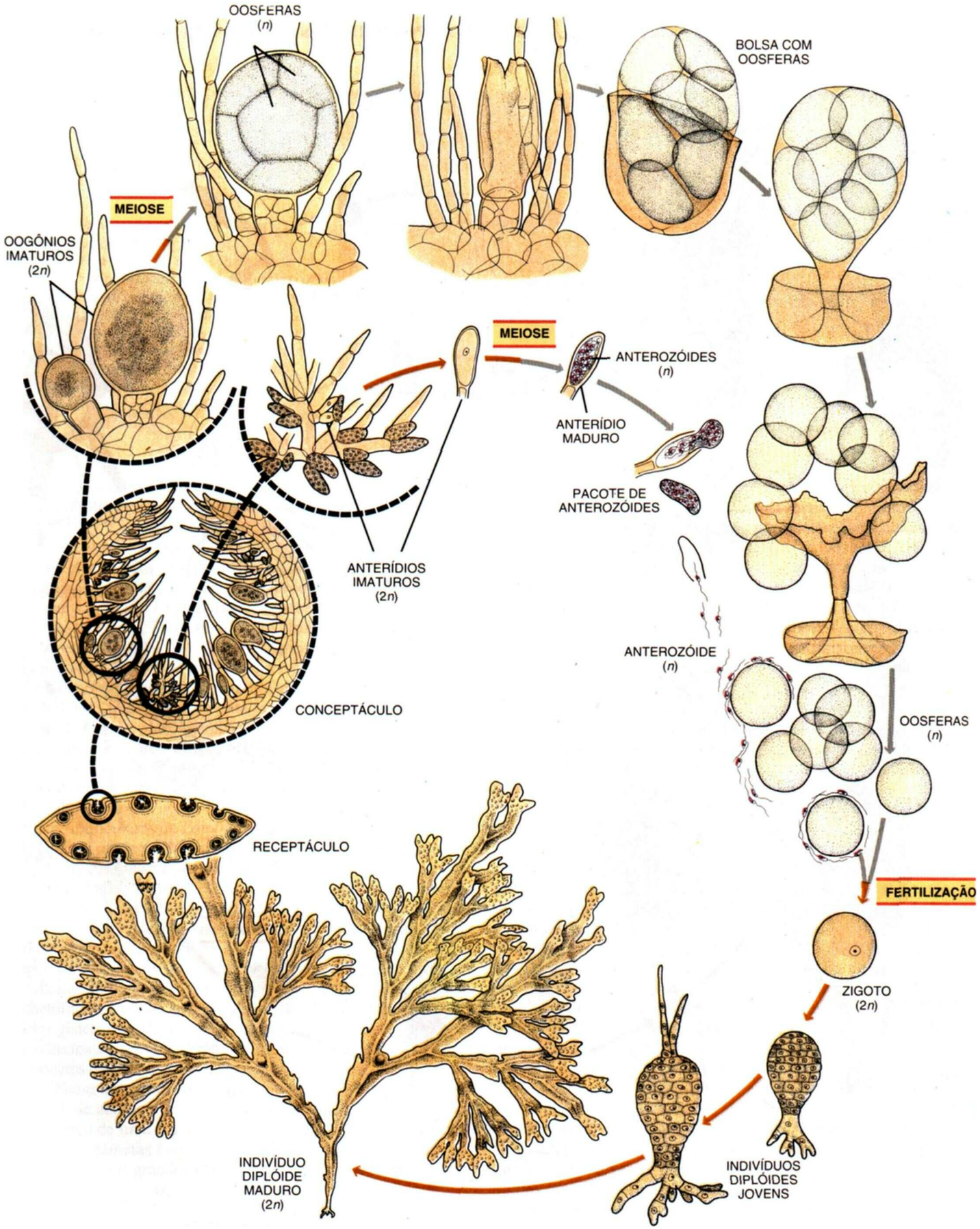
Investigações detalhadas ao microscópio eletrônico reforçaram a opinião geral sobre a diversidade entre as algas verdes. Os membros desta divisão representam várias linhas evolutivas que se desenvolveram independentemente a partir de ancestrais verdes unicelulares e flagelados. Embora as características dos seus cloroplastos sejam uniformes, as algas verdes são altamente diversificadas; elas podem, ou não, ter tido um ancestral comum.

DIVISÃO CELULAR EM ALGAS VERDES

Os membros da maior classe de algas verdes, Chlorophyceae de água doce, têm um modo único de divisão celular envolvendo



14.13
Ciclo de vida de Laminaria, *um exemplo de meiose espórica. Como a maioria das algas pardas, Laminaria apresenta uma alternância de gerações heteromórficas na qual o esporófito é conspícuo. Zoósporos haplóides móveis são produzidos nos esporângios após a meiose. A partir destes zoósporos desenvolvem-se gametófitos filamentosos microscópicos que, por sua vez, produzem anterozóides móveis e oosferas não-móveis. Nas algas pardas mais simples o esporófito e o gametófito são freqüentemente semelhantes; eles possuem alternância de gerações isomórficas.*



14.14
Em Fucus, *os gametângios são formados em câmaras ocas especializadas (conceptáculos), que se localizam em áreas férteis (receptáculos) nas extremidades dos ramos de indivíduos diplóides. Há dois tipos de gametângios — oogônios e anterídios. A meiose é seguida imediatamente por mitose para originar oito oosferas por oogônio e 64 anterozóides por anterídio. Eventualmente as oosferas e os anterozóides são liberados na água, onde acontece a fertilização. A meiose é gamética, e o zigoto cresce diretamente em um novo indivíduo.*

Algas e Atividades Humanas

Povos de várias partes do mundo, especialmente no Extremo Oriente, comem tanto algas pardas quanto vermelhas. *Laminaria* (kombu) é um *kelp* consumido regularmente como vegetal na China e no Japão; algumas vezes é cultivado, mas é principalmente colhido de populações naturais. *Porphyra* (nori), uma alga vermelha, é consumida por muitos habitantes do Pacífico Norte e tem sido cultivada há séculos no Japão, Coréia e China. A indústria de nori nesta região é estimada em mais de US$1 bilhão anualmente. Várias outras algas vermelhas são consumidas nas ilhas do Pacífico e também nas praias do Atlântico Norte. As algas marinhas geralmente não são de alto valor nutritivo como fontes de carboidratos porque o homem, assim como outros animais, carece de enzimas necessárias para digerir a maioria das substâncias da parede celular, tais como a celulose e a matriz intercelular, rica em proteína. Entretanto, as algas marinhas suprem as necessidades de sais, de inúmeras vitaminas e de elementos-traços importantes, e por isso são alimentos suplementares valiosos. Algumas algas verdes, tais como *Ulva* ou alface-do-mar, também são consumidas como vegetais.

Em muitas regiões temperadas do norte, *kelp* é colhido por causa das suas cinzas, que são ricas em sais de sódio e potássio e são, portanto, importantes em processos industriais. *Kelp* também é colhido regionalmente, sendo usado diretamente como fertilizante.

Os alginatos, que são um grupo de substâncias derivadas dos *kelps*, tais como *Macrocystis*, são amplamente usados como agentes espessantes e estabilizantes coloidais nas indústrias alimentícias, têxteis, cosméticas, farmacêuticas, de papel e de solda. Ao longo da costa oeste dos Estados Unidos, os bancos do *kelp Macrocystis* podem ser colhidos várias vezes ao ano, cortando-se as plantas logo abaixo da superfície da água.

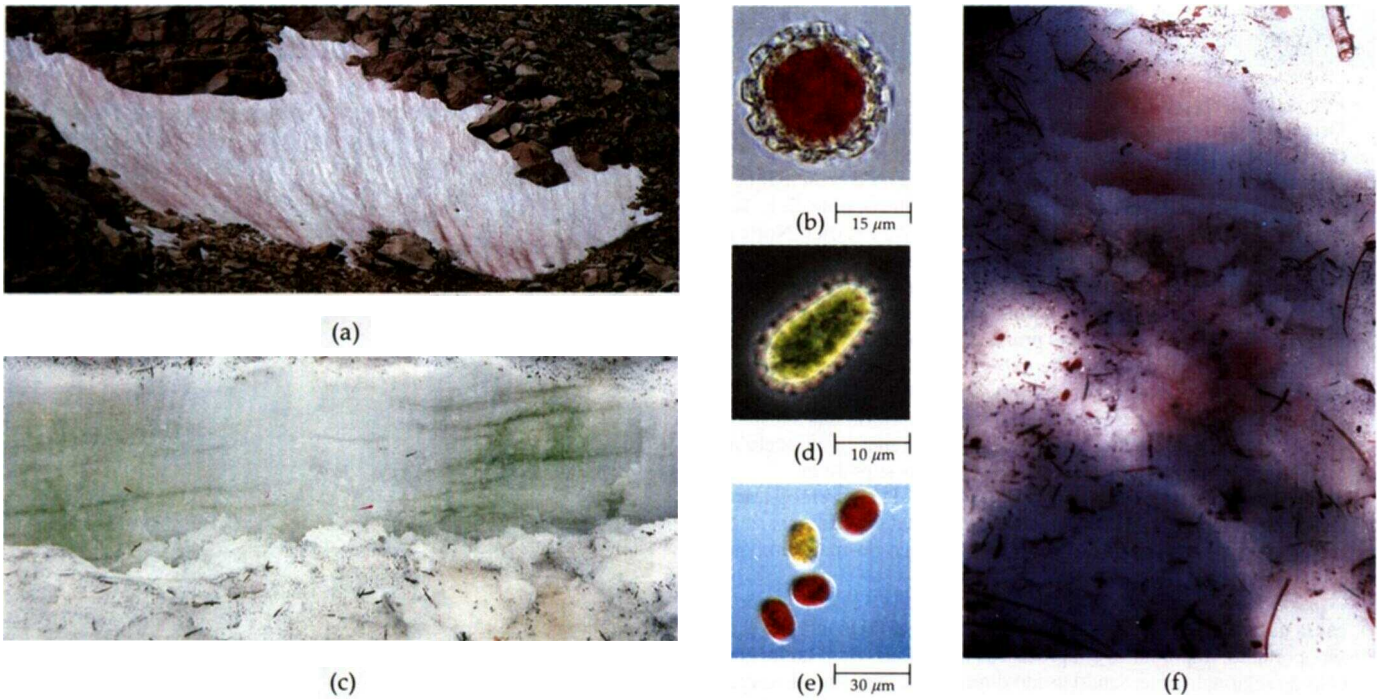
Uma das aplicações diretas mais úteis de algumas algas é a preparação do ágar, o qual é feito de uma substância mucilaginosa, extraída da parede celular de uma infinidade de gêneros de algas vermelhas. O ágar é utilizado para fazer cápsulas que contêm vitaminas e drogas, assim como material de moldes dentários, base para cosméticos e meio de cultura para bactérias e outros microorganismos. A agarose purificada é o gel utilizado freqüentemente em eletroforese, na experimentação bioquímica. O ágar também é empregado como um agente anti-dessecante em produtos de padaria, na preparação de gelatinas e sobremesas instantâneas e como um conservante temporário para carnes e peixes nas regiões tropicais. O ágar é produzido em muitas partes do mundo, mas o Japão é o principal fabricante. Um colóide de algas semelhante ao ágar, chamado carragenano, é preferencialmente usado na estabilização de emulsões tais como tintas, cosméticos e laticínios. Nas Filipinas, a alga vermelha *Eucheuma* é cultivada comercialmente como uma fonte de carragenano.

(a)

(b)

(c)

(a) *Uma floresta de* kelp *gigante* (Macrocystis pyrifera) *crescendo ao longo da costa da Califórnia.* (b) *Colheita manual da alga marinha* Undaria *no Japão, a partir de cordas submersas.* (c) *Uma ceifadeira de* kelp *operando nas águas próximas da costa da Califórnia. Plataformas ceifadeiras, na parte posterior do navio, são abaixadas a 3 metros da superfície da água enquanto o navio se move para trás, através do dossel do* kelp. *A alga cortada é removida, por meio de cintas, para um depósito a bordo do navio.*



14.15
Algas da neve. As algas da neve são peculiares devido a sua tolerância às temperaturas extremas, acidez, altos níveis de irradiação e necessidade mínima de nutrientes para o crescimento. (a) *Em muitas partes do mundo, como nas áreas alpinas do norte do México ao Alasca, a presença de grande quantidade de algas da neve produz "neve vermelha" durante o verão. Esta fotografia foi tomada próximo de Beartooth Pass, em Montana.* (b) *Zigoto dormente da alga da neve* Chlamydomonas nivalis. *A cor vermelha resulta dos carotenóides que servem para proteger a clorofila, no zigoto, após a fertilização.* (c) *Neve verde ocorre logo abaixo da superfície, geralmente próximo ao dossel das árvores nas florestas alpinas. Ela está amplamente distribuída, ocorrendo desde o sul, como no Arizona, até o norte, como no Alasca e Quebec. Esta fotografia foi tomada em Cayuse Pass, Parque Nacional do Monte Ranier, Washington.* (d) *Zigoto de resistência da alga* Chloromonas brevispina *encontrado na neve verde.* (e) *Três zigotos de resistência de cor alaranjada brilhante de* Chloromonas granulosa, *a alga responsável pela neve alaranjada. O único zigoto amarelo tornar-se-á alaranjado quando maduro.* (f) *Neve alaranjada, associada a árvores em regiões de floresta alpina, recebe mais irradiação do que a neve verde e menos do que a neve vermelha. A neve alaranjada é menos comum do que os outros dois tipos de neve colorida, ocorrendo do Arizona e Novo México até o Alasca. Esta fotografia foi tomada na Montanha Bill Williams, no Arizona.*

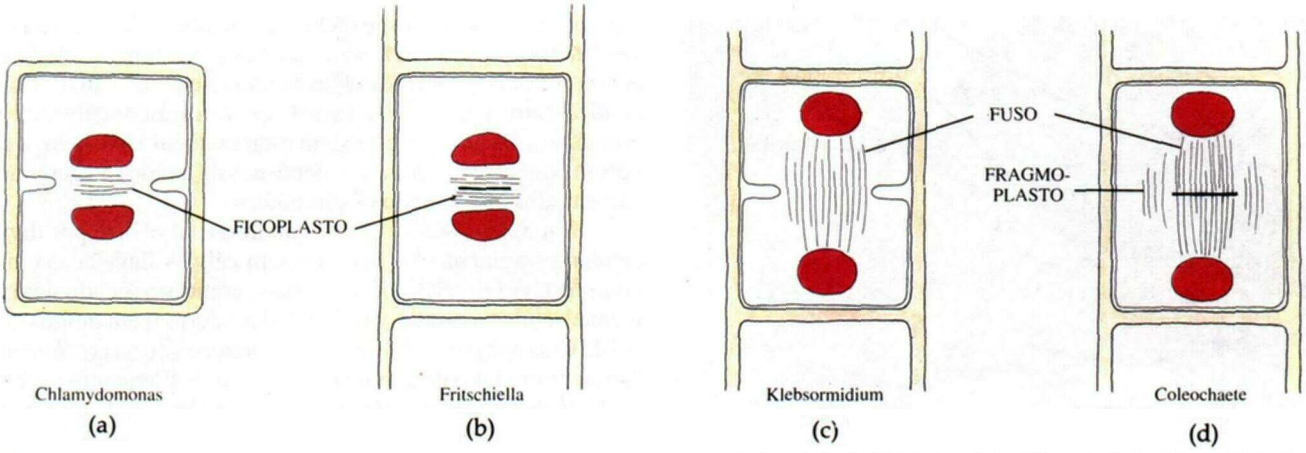
um **ficoplasto** (Fig. 14.16). Nestas algas, os núcleos-filhos movem-se um em direção ao outro, à medida que o fuso mitótico não persistente colapsa e um novo sistema de microtúbulos, o ficoplasto, desenvolve-se paralelamente ao plano de divisão celular. Provavelmente, o papel do ficoplasto é assegurar que o sulco de clivagem passe entre os dois núcleos filhos. O envoltório nuclear persiste durante todo o processo de mitose. Nas células móveis, os flagelos estão inseridos na extremidade anterior. Internamente, estas células têm um sistema de raízes flagelares consistindo em quatro bandas estreitas de microtúbulos arranjadas cruciadamente (Fig. 14.17). Estas bandas de microtúbulos originam-se nos corpos basais anteriores ou próximo a eles.

Em outras algas verdes, o fuso persiste durante a divisão celular e, em algumas destas, é formado um **fragmoplasto** semelhante àquele presente em plantas. Em um fragmoplasto, os microtúbulos são orientados perpendicularmente ao plano de divisão celular (Fig. 14.16). O fuso permanece até ser "quebrado" pela placa celular em crescimento — a qual se origina na região central da célula e cresce em direção às margens — ou pelo sulco de clivagem. Este modo de divisão celular é aparentemente ancestral àquele envolvendo um ficoplasto, uma estrutura que evoluiu dentro das algas verdes. O modo de divisão celular é de grande importância na classificação das algas verdes.

CLASSIFICAÇÃO DAS ALGAS VERDES

Micromonadophyceae, uma pequena classe de algas verdes unicelulares, compreende organismos flagelados nus ou com escamas que retêm muitas daquelas que parecem ter sido características ancestrais da divisão. Ficólogos contemporâneos dividem as algas verdes em quatro classes, cada uma interpretada como uma linha evolutiva distinta. Uma destas classes, Pleurastrophyceae (ver Algas Verdes Simbiônticas, adiante, neste capítulo) é um grupo pequeno que não será considerado em detalhe. As outras três classes — Charophyceae, Ulvophyceae e Chlorophyceae — são grupos maiores e incluem muitos organismos conhecidos.

As três maiores classes de algas verdes diferem entre si por algumas características fundamentais. Em Chlorophyceae, que apresenta ficoplasto, os núcleos-filhos aproximam-se um do outro à medida que o ficoplasto se forma. Em Charophyceae, o envoltório nuclear se desintegra no início da mitose, como nas plantas; em Chlorophyceae e Ulvophyceae, o envoltório persiste durante toda a mitose. Cada uma destas classes inclui células flageladas unicelulares, que podem ser um organismo inteiro (Chlorophyceae) ou células reprodutivas (Charophyceae, Ulvophyceae). Os membros ancestrais de cada classe foram



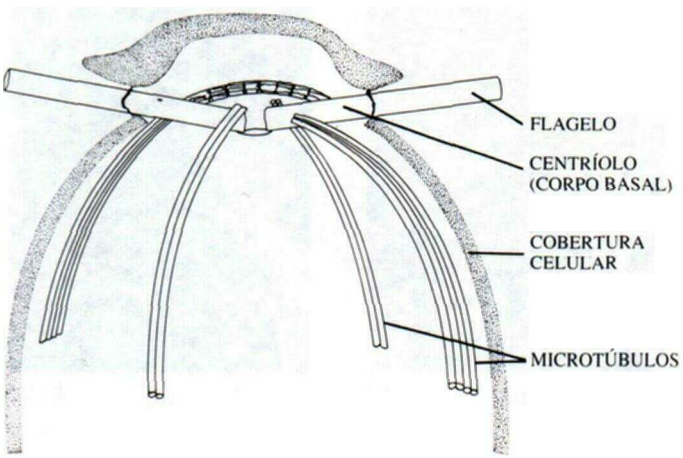
14.16
Divisão celular em duas classes da divisão Chlorophyta. Na classe Chlorophyceae, (a) *e* (b), *o fuso mitótico está ausente (não persistente) e os núcleos-filhos, que estão relativamente próximos um do outro, estão separados por um ficoplasto.* (a) *Divisão celular por sulco.* (b) *Divisão celular por formação de placa celular. Na classe Charophyceae,* (c) *e* (d), *o fuso mitótico é persistente e os núcleos-filhos estão relativamente longe um do outro.* (c) *Divisão celular por sulco.* (d) *Presença de fragmoplasto e divisão celular por formação de placa celular. Ulvophyceae, assim como Charophyceae, também tem um fuso persistente, mas o fuso não prolifera para formar um fragmoplasto.*

certamente flagelados unicelulares; organismos multicelulares originaram-se independentemente em cada classe.

Charophyceae e Chlorophyceae ocorrem principalmente em água doce, enquanto que Ulvophyceae são predominantemente marinhas. As células móveis formadas pelos membros destas classes diferem amplamente; aquelas das Charophyceae são assimétricas, enquanto que as das outras duas classes são radialmente, ou quase, simétricas. Os flagelos de Charophyceae são subapicais (inseridos próximos, porém não exatamente no ápice) e se dispõem em ângulo reto em relação à célula. Em contraste, os flagelos de Chlorophyceae e Ulvophyceae são apicais e direcionados para frente.

Internamente, as células de Charophyceae possuem um sistema de microtúbulos em forma de uma banda larga e achatada (Fig. 14.18). Esta banda se origina em uma estrutura multiestratificada, próxima dos corpos basais que estão direcionados lateralmente, e se irradia para dentro da célula. O mesmo tipo de estrutura é encontrado também nos anterozóides das plantas. Além disso, Charophyceae contém a enzima fotorrespiratória, glicolato oxidase, em peroxissomos; esta enzima ocorre em peroxissomos somente em plantas, apesar de ocorrer fora dos peroxissomos em poucas algas verdes não pertencentes a Charophyceae. Com base nestas e em outras similaridades, Charophyceae é considerada mais relacionada com as plantas do que com as outras classes de algas verdes, e o representante atual mais semelhante ao ancestral das plantas deve ser buscado entre as Charophyceae.

A reprodução sexual em Charophyceae e Chlorophyceae sempre envolve a formação de um zigoto dormente (zigósporo) e meiose zigótica (ver Fig. 10.10a). Em contraste, a reprodução sexual em Ulvophyceae freqüentemente envolve alternância de gerações e meiose espórica; zigotos dormentes são raros. Alguns grupos sifonáceos (cenocíticos) de Ulvophyceae, encontrados principalmente em mares tropicais quentes, têm como característica a meiose gamética.

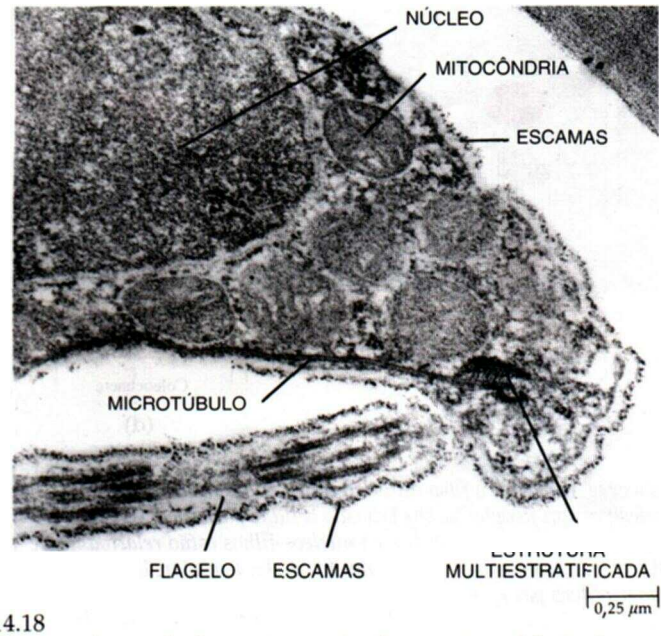


14.17
Diagrama do arranjo cruciado dos microtúbulos associados com os centríolos flagelares, o qual é característico das algas verdes da classe Chlorophyceae.

CLASSE CHAROPHYCEAE

Charophyceae consiste em gêneros unicelulares, gêneros com poucas células, gêneros filamentosos e parenquimatosos. As afinidades entre eles são reveladas por muitas similaridades estruturais e bioquímicas fundamentais. Estas incluem as células flageladas assimétricas, com flagelos laterais ou subapicais dispostos em ângulo reto em relação à célula; meiose zigótica e produção de zigósporos dormentes; e a presença de uma estrutura multiestratificada em células móveis. As Charophyceae são também semelhantes nos detalhes da sua divisão celular: todos os representantes de Charophyceae têm um fuso mitótico persistente, e alguns desenvolvem um fragmoplasto que auxilia na formação da placa celular.

Spirogyra (Fig. 14.19) é um gênero bem conhecido de Charophyceae filamentoso, não ramificado, que freqüentemente forma massas mucilaginosas flutuantes em corpos de água doce. Cada filamento é envolvido por uma bainha aquosa, viscosa ao



14.18
Elétron-micrografia da porção anterior de um anterozóide da alga verde Coleochaete *(classe Charophyceae), mostrando a estrutura multiestratificada próxima à mitocôndria. A estrutura multiestratificada é também característica das plantas e é um dos caracteres que ligam plantas a Charophyceae, seus ancestrais. Como visto aqui, uma camada de microtúbulos estende-se a partir da estrutura multiestratificada para a extremidade posterior da célula e serve como um citoesqueleto para as células que não apresentam parede. A membrana flagelar e a celular são cobertas por uma camada de pequenas escamas em forma de diamante.*

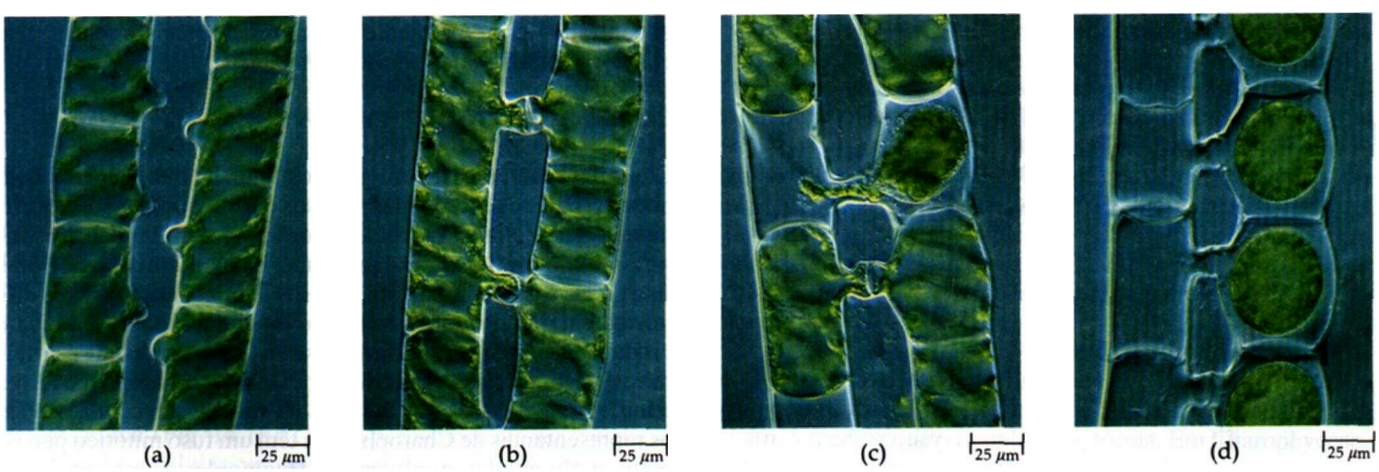
tato. O nome *Spirogyra* refere-se ao arranjo helicoidal de um ou mais cloroplastos, em forma de fita, encontrados dentro de cada célula uninucleada. Os cloroplastos contêm numerosos **pirenóides,** que são porções diferenciadas do cloroplasto. Os pirenóides são comuns entre as algas mas estão ausentes nos cloroplastos das plantas, exceto nos membros da pequena divisão Anthocerophyta, os *hornworts*. Pesquisas têm mostrado que, em outros dois gêneros de algas verdes, a enzima RuDP (ribulose difosfato) carboxilase (ver Cap. 7) está concentrada nos pirenóides. Os pirenóides podem estar também associados à conversão de açúcares em amido; depósitos de amido são geralmente encontrados envolvendo os pirenóides.

Em *Spirogyra,* a reprodução assexual ocorre por divisão celular e fragmentação; não ocorrem células flageladas em nenhum estágio do ciclo de vida, mas, como verificado anteriormente, células reprodutivas flageladas ocorrem em muitos gêneros de Charophyceae. Durante a reprodução sexual em *Spirogyra* forma-se um tubo de conjugação entre dois filamentos; a fertilização pode ocorrer no tubo ou um dos núcleos pode migrar para dentro do outro filamento, onde ocorre a fertilização.

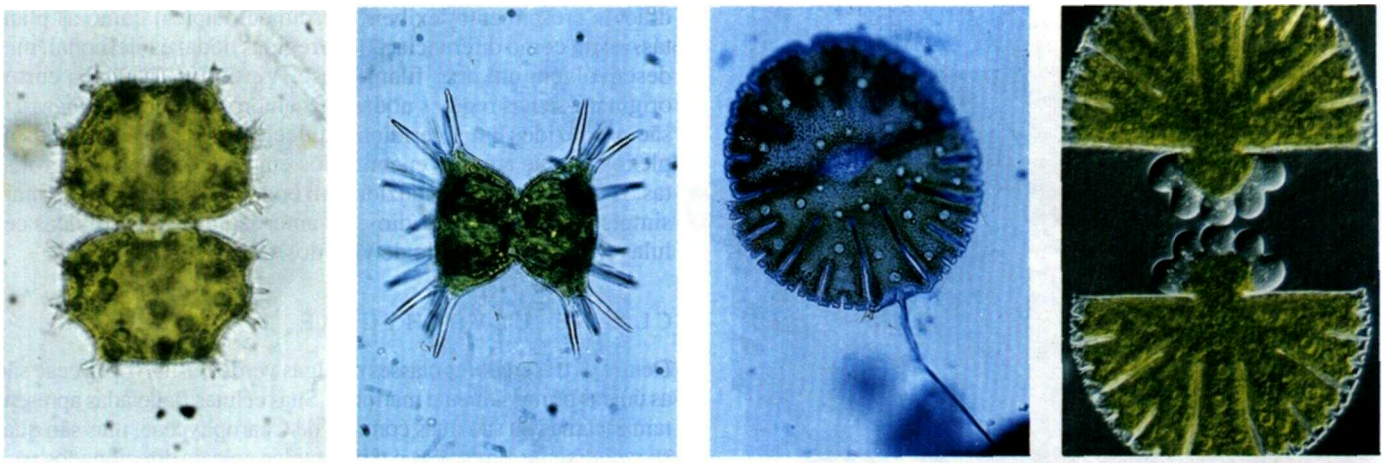
As desmídias constituem um grande grupo de algas verdes de água doce relacionado a *Spirogyra;* como *Spirogyra,* elas não têm células flageladas. Algumas desmídias são filamentosas, porém a maioria é unicelular. A construção da célula das desmídias é incomum porque a parede celular apresenta duas seções com uma constrição estreita entre elas — o istmo (Fig. 14.20). A divisão celular em desmídias, assim como em *Spirogyra*, envolve a formação de um fuso persistente e de um sulco. As desmídias, com milhares de espécies, são freqüentes em brejos e tanques pobres em nutrientes; nestes habitats, elas constituem elementos importantes na cadeia alimentar.

Charophyceae — Coleochaetales e Charales

As duas ordens de algas verdes consideradas como tendo ligação com o ancestral das plantas — Coleochaetales e Charales — são as que mais se assemelham às plantas quanto aos detalhes da sua divisão celular; ou seja, elas apresentam um fragmoplasto e um envoltório nuclear que se desintegra no início da mitose. Além disso, são oogâmicas como as plantas. Nenhum grupo, entretanto, é o ancestral direto das plantas, porque cada um deles é muito especializado em determinados aspectos. As plantas, provavelmente, derivaram de um membro extinto das Charophyceae.



14.19
(a) *e* (b) *A reprodução sexual em* Spirogyra *ocorre após a formação de tubos de conjugação entre as células de filamentos adjacentes.* (c) *O conteúdo da célula da linhagem — (à esquerda) passa através destes tubos para dentro da célula da linhagem +.* (d) *A fertilização ocorre dentro desta célula; o zigoto resultante desenvolve uma parede celular espessa, resistente, e é chamado zigósporo. Os filamentos vegetativos de* Spirogyra *são haplóides e a meiose ocorre durante a germinação do zigósporo, como acontece em todas as Charophyceae.*

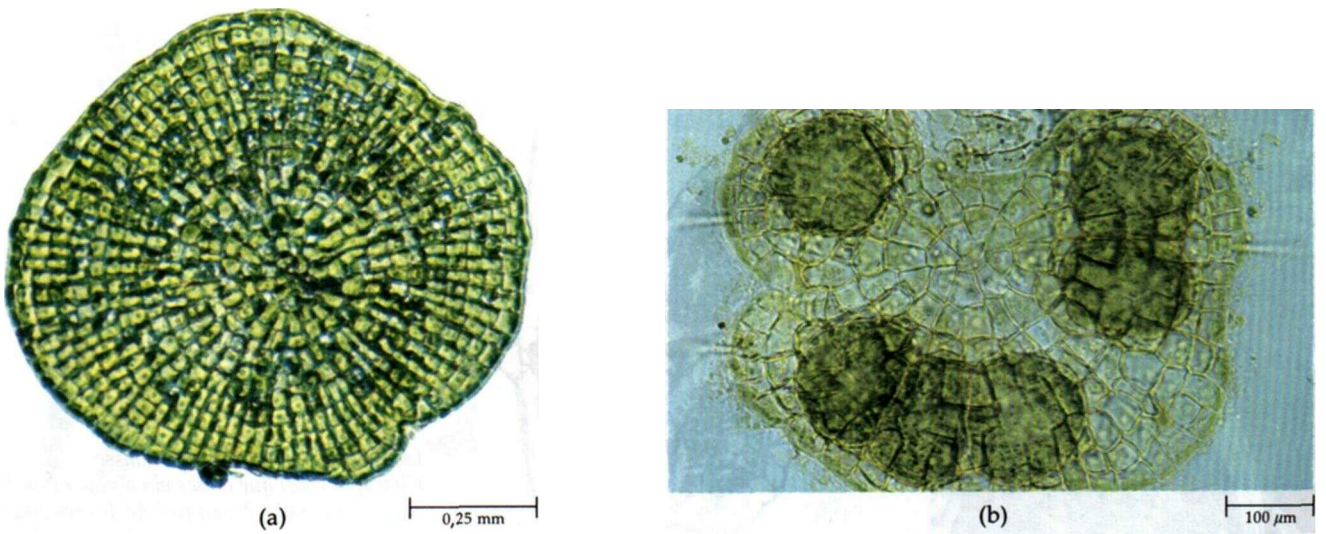


(a) (b) (c) (d)

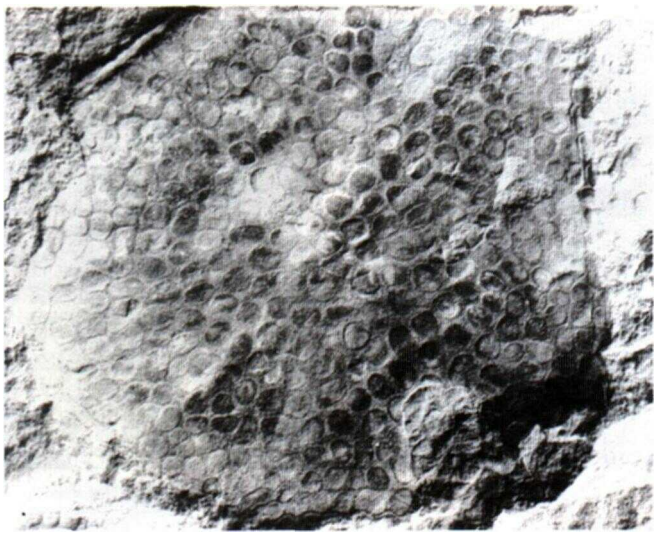
14.20
Desmídias. As desmídias constituem um grupo de milhares de espécies de Charophyceae unicelulares de água doce, nas quais cada célula é profundamente constrita, conferindo uma aparência muito característica. (a) Euastrum armatum. (b) Staurastrum brasiliense. (c) *Um indivíduo corado de* Micrasterias thomasiana, *mostrando um fio de mucilagem saindo por um poro apical; esta mucilagem fixa a desmídia ao seu substrato e também funciona na sua locomoção.* (d) *Divisão celular em* M. thomasiana. *A metade menor de cada célula-filha individual crescerá até o tamanho da metade maior, formando uma desmídia adulta.*

A ordem Coleochaetales inclui gêneros filamentosos ramificados e discóides (em forma de disco). *Coleochaete*, que cresce sobre a superfície de plantas submersas de água doce, é particularmente complexo (Fig. 14.21; ver também Fig. 14.18). Estas algas reproduzem-se assexuadamente por zoósporos; seus zigotos são protegidos por uma camada de células estéreis que se forma após a fertilização. As células vegetativas são uninucleadas, com um cloroplasto grande e um ou mais pirenóides. A divisão celular pode ocorrer nos ápices dos filamentos ou nas margens do disco, dependendo da forma da alga.

Coleochaete foi considerado por muitos anos como o possível ancestral das plantas. Como alguns outros membros de Charophyceae, *Coleochaete* assemelha-se às plantas por apresentar: (1) um fragmoplasto, (2) a enzima fotorrespiratória glicolato oxidase, localizada em peroxissomos, (3) uma estrutura multiestratificada associada com os flagelos das células reprodutivas (ver Fig. 14.18) e (4) anterídios multicelulares. Além disso, existem certos fósseis da época em que as plantas surgiram que se parecem com *Coleochaete* (Fig. 14.22). Como as Charales, *Coleochaete* sofre meiose zigótica, um tipo de histórico de vida completamente diferente daquele que é encontrado nas plantas, e



14.21
(a) Coleochaete, *coletada a partir do caule de uma fanerógama aquática crescendo em águas rasas de um lago.* (b) *Indivíduos desta espécie de* Coleochaete *consistem em um disco parenquimatoso, geralmente com uma camada de células de espessura. As células maiores são zigotos, que são protegidos por uma cobertura celular. Os pêlos que se projetam do disco são providos de bainha na base;* "Coleochaete" *significa "pêlo com bainha". Estes pêlos são interpretados como elementos que desencorajam animais aquáticos de se alimentarem da alga.*



14.22
Parka decipiens. *Este fóssil é do final do período Devoniano, há cerca de 380 milhões de anos.* Parka *assemelha-se a* Coleochaete *na forma, na estrutura do tecido e nos aspectos químicos. Este organismo mostra muitas características que sugerem que ele pode ser relacionado ao grupo de organismos aquáticos que eventualmente deu origem às plantas.*

portanto não poderia ter sido o ancestral das plantas. Todavia, suas características, que incluem numerosas adaptações estruturais e bioquímicas, úteis no ambiente terrestre, sugerem o caminho no qual a evolução das plantas provavelmente ocorreu.

Os *stoneworts,* ordem Charales (Fig. 14.23), são algas verdes muito diferentes encontradas em água doce ou salobra. Algumas delas têm parede celular fortemente calcificada e, desta forma, estão bem representadas como fósseis. Existem cerca de 250 espécies vivas. Os *stoneworts* são complexos no seu padrão de crescimento; exibem crescimento apical como as plantas, assim como diferenciação em regiões nodal e internodal, mas desenvolvem um eixo filamentoso. Verticilos de ramos curtos originam-se nas regiões nodais. Os anterozóides dos *stoneworts* são produzidos em anterídios multicelulares que são mais complexos do que aqueles encontrados em outros grupos de protistas. As oosferas são produzidas em oogônios de construção mais simples do que os anterídios. Os anterozóides são as únicas células flageladas no ciclo de vida dos *stoneworts*.

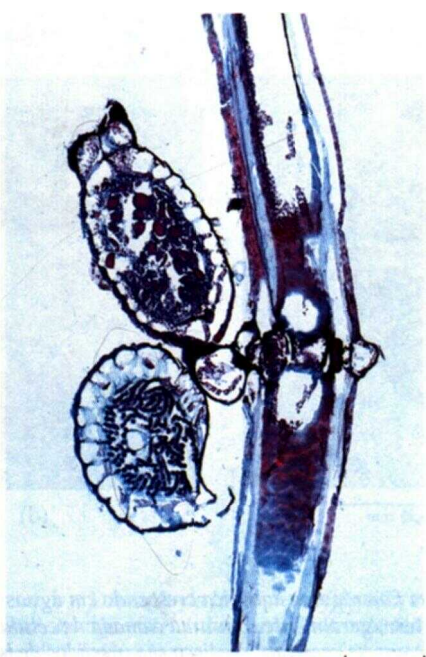
CLASSE ULVOPHYCEAE

Dentre as três maiores classes de algas verdes, as Ulvophyceae são as únicas primariamente marinhas. Suas células flageladas apresentam escamas ou são nuas como as de Charophyceae, mas são quase radialmente simétricas e têm flagelos apicais direcionados para a frente, como nas Chlorophyceae. As células flageladas de Ulvophyceae podem ter dois, quatro ou muitos flagelos, como em Chlorophyceae; as de Charophyceae são sempre biflageladas. Ulvophyceae apresenta mitose fechada, na qual o envoltório nuclear persiste; o fuso é persistente durante a citocinese. Ulvophyceae constitui o único grupo de algas verdes que apresenta uma alternância de gerações, com meiose espórica; ao contrário das duas outras classes que são discutidas em detalhe neste capítulo, Ulvophyceae raramente forma zigósporos dormentes.

Os membros de Ulvophyceae podem apresentar poucas células, serem filamentosos, laminares ou cenocíticos. Todas as algas verdes marinhas complexas e filamentosas que têm sido examinadas em detalhe compartilham as características desta classe que, diferentemente das outras classes de algas verdes, provavelmente originou-se no mar.

Uma linha evolutiva de Ulvophyceae consiste em algas filamentosas com células grandes, multinucleadas e septadas. Um dos gêneros deste grupo, *Cladophora* (Fig. 14.24), está amplamente distribuído em água doce e salgada. Seus filamentos normalmente crescem em emaranhados densos, os quais são livre-

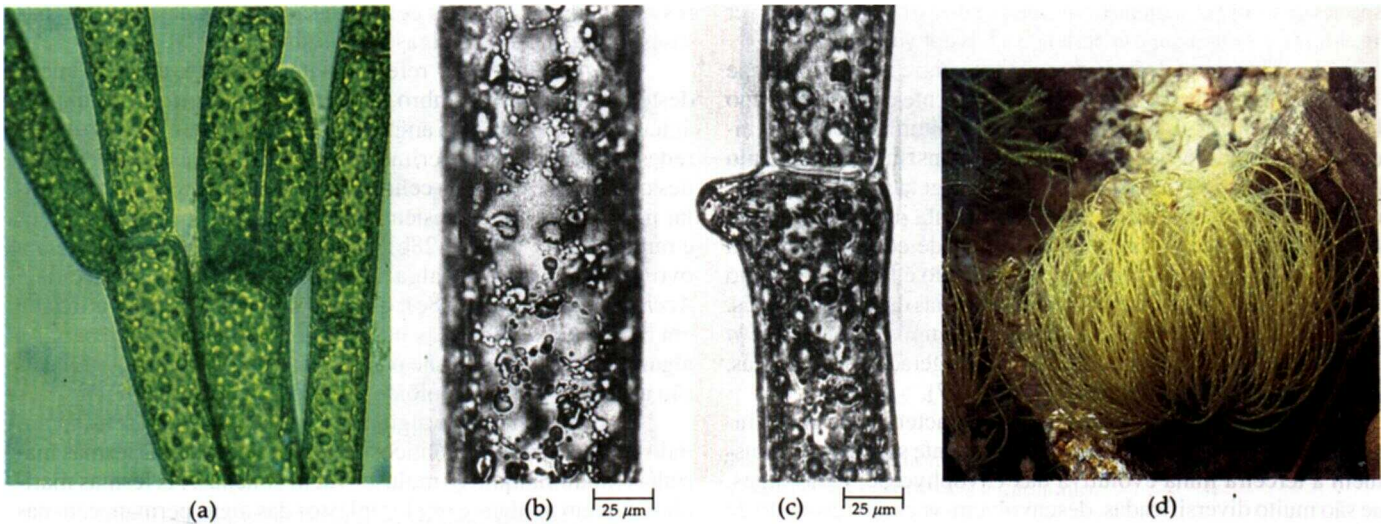
(a)



(b)

14.23
(a) Chara, *um* stonewort *(classe Charophyceae) que cresce em águas rasas de lagos temperados.* Seu padrão de crescimento determinado é claramente evidente.* (b) *Um segmento corado de* Chara *mostrando gametângios. A estrutura de cima é um oogônio e a de baixo é um anterídio.*

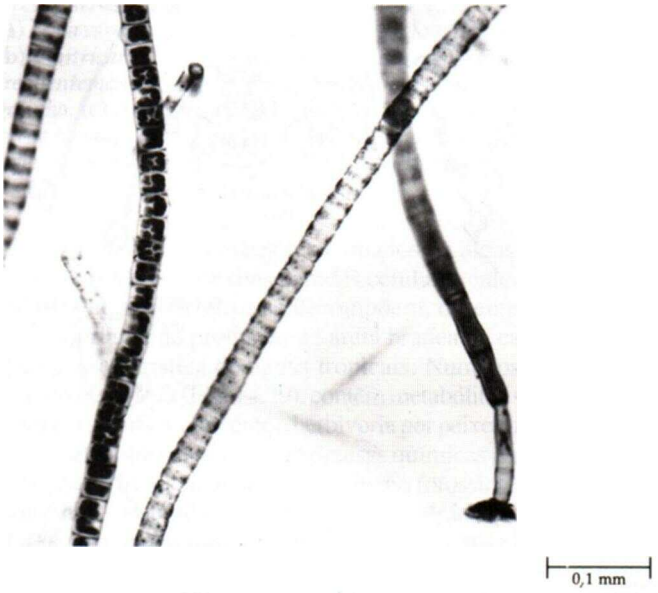
*N.T.: O gênero *Chara* ocorre também nas regiões tropicais e subtropicais do mundo.



14.24
Cladophora, *um membro da classe Ulvophyceae, está amplamente distribuída em habitats marinhos e de água doce. As espécies marinhas, como a maioria das Ulvophyceae, apresentam uma alternância de gerações, enquanto as espécies de água doce não apresentam.* (a) *Filamentos ramificados de* Cladophora. (b) *Parte de uma única célula mostrando o cloroplasto reticulado.* (c) *Início de ramificação na extremidade apical de uma célula.* (d) *Um indivíduo de* Cladophora *crescendo em um riacho de águas calmas, na Califórnia.*

flutuantes ou fixos às rochas e à vegetação; os filamentos alongam-se e ramificam-se próximo à extremidade. Cada célula contém muitos núcleos e um único cloroplasto reticulado periférico, com muitos pirenóides. As espécies marinhas de *Cladophora* apresentam alternância de gerações isomórficas; a maioria das espécies de água doce não apresenta alternância de gerações, tendo perdido aparentemente esta característica durante o curso de sua adaptação evolutiva de habitats marinhos para os de água doce.

Um segundo membro da linha evolutiva que inclui *Cladophora* é *Ulothrix zonata,* uma alga comum em riachos, tanques e lagos de águas frias. Os filamentos desta espécie estão fixos às pedras ou a outros objetos por meio de um apressório (Fig. 14.25). Todas as células do filamento são essencialmente similares na aparência e contêm um núcleo, um único cloroplasto semelhante a um anel e um pirenóide. A reprodução assexual ocorre através da formação de zoósporos com quatro flagelos; a reprodução sexual ocorre por meio de isogametas biflagelados. A meiose ocorre antes da germinação do zigoto (meiose zigótica); o filamento é haplóide. Apesar de vários grupos de algas verdes, outrora classificados como



14.25
Ulothrix zonata, *um membro filamentoso não ramificado da classe Ulvophyceae. O filamento da esquerda, com conteúdo denso, corresponde aos esporângios nos quais os zoósporos estão se formando. Os outros filamentos são vegetativos. Um apressório pode ser visto na extremidade inferior do filamento da direita.*

14.26
Ulva, *alface-do-mar, um membro da classe Ulvophyceae que cresce sobre rochas, estacas e outros substratos nos mares rasos em todo o mundo.*

espécies de *Ulothrix*, pertencerem atualmente a Chlorophyceae (ver Fig. 14.37), *Ulothrix zonata* pertence a Ulvophyceae.

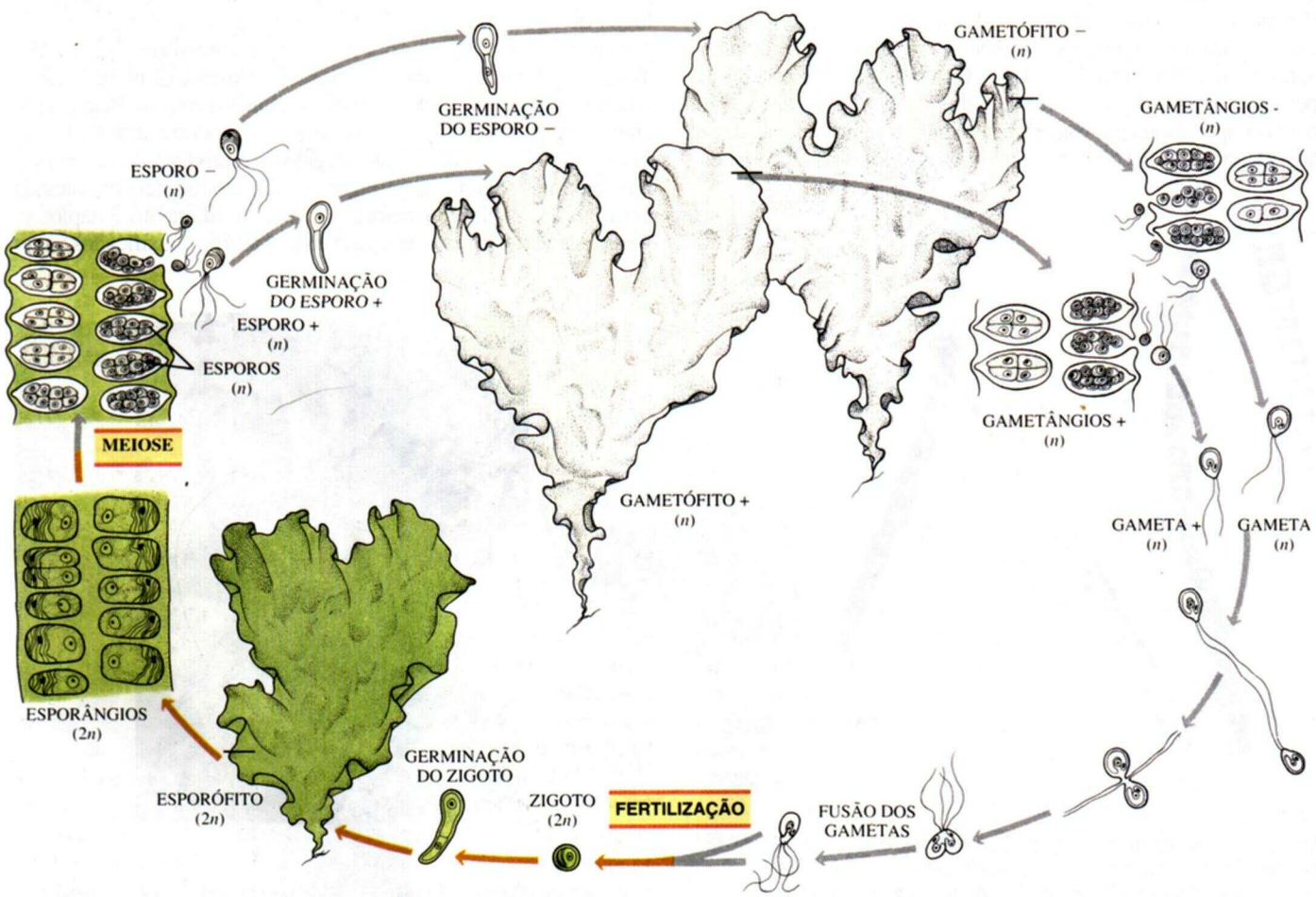
Um segundo padrão de crescimento entre as Ulvophyceae é aquele apresentado por *Ulva*, alga comumente conhecida como alface-do-mar (Fig. 14.26). Esta alga é comum nas praias temperadas * em todo o mundo. As plantas consistem em um **talo** achatado, com superfície lisa (um corpo vegetativo simples, relativamente indiferenciado), o qual apresenta duas camadas de células em espessura e um metro ou mais de comprimento em indivíduos excepcionalmente grandes. O talo é fixo ao substrato por um apressório produzido por protuberâncias das células basais. Cada célula do talo contém um único núcleo e um cloroplasto. *Ulva* é anisogâmica e apresenta uma alternância de gerações isomórficas, como muitas outras Ulvophyceae (Fig. 14.27).

As algas marinhas sifonáceas — caracterizadas por células grandes cenocíticas, ramificadas, raramente septadas — constituem a terceira linha evolutiva das Ulvophyceae. Estas algas, que são muito diversificadas, desenvolvem-se como resultado de repetidas divisões nucleares sem a formação de paredes celulares (Fig. 14.28). Paredes celulares são produzidas somente nas fases reprodutivas das algas verdes sifonáceas.

Codium magnum, referido anteriormente, é um membro deste grupo. Outro membro, *Ventricaria* (*Valonia*), comum em águas tropicais, tem sido amplamente utilizado em estudos de paredes celulares e em experimentos fisiológicos que exigem grandes quantidades de suco celular. *Ventricaria* parece ser unicelular mas é uma grande vesícula multinucleada contendo rizóides e ramos jovens (Fig. 14.28b), podendo atingir o tamanho de um ovo de galinha. Outra alga verde sifonácea bem conhecida é *Acetabularia* (Fig. 14.28c), que tem sido amplamente utilizada em experimentos sobre as bases genéticas da diferenciação. As algas verdes sifonáceas são principalmente diplóides; os gametas são as únicas células haplóides do ciclo de vida.

Os cloroplastos de algumas algas verdes sifonáceas, incluindo *Codium*, são simbiônticos dentro dos corpos das lesmas marinhas (nudibrânquios), moluscos sem conchas. As lesmas marinhas comem as algas e os cloroplastos das algas permanecem nas células que margeiam a câmara respiratória do animal. Na presença de luz, estes cloroplastos realizam fotossíntese tão eficientemente, que indivíduos do nudibrânquio *Placobranchus ocellatus* são citados como produzindo mais oxigênio do que consomem.

*N.T.: O gênero *Ulva* tem distribuição cosmopolita.



14.27
Alternância de gerações em Ulva. O gametófito e o esporófito são indistinguíveis, exceto pelos seus elementos de reprodução.

(a)

(b) 10 mm

(c)

14.28
Três gêneros de algas verdes sifonáceas (classe Ulvophyceae). (a) *Uma espécie de Codium, abundante ao longo da costa Atlântica.* (b) *Ventricaria, comum em águas tropicais; os indivíduos freqüentemente atingem o tamanho aproximado de um ovo de galinha.* (c) Acetabularia, *o "copo-de-vinho-da-sereia", uma alga verde sifonácea com forma de cogumelo. A alga verde no plano inferior é* Dasycladus. *Esta fotografia foi tirada nas Bahamas.*

Halimeda e gêneros relacionados de algas verdes sifonáceas são notáveis por suas paredes celulares calcificadas. Quando estas algas morrem e se decompõem, desempenham um papel importante na produção de areia branca de carbonato, que é muito característica de águas tropicais. Numerosos gêneros, incluindo *Halimeda* (Fig. 14.29), contêm metabólitos secundários que reduzem significativamente a herbivoria por peixes. Aparentemente, estes metabólitos atuam como defesas químicas para esta alga tropical, que é freqüentemente o organismo fotossintético mais abundante nas comunidades de recifes. O padrão de crescimento de *Halimeda* é incomum: suas frondes expandem-se e crescem principalmente durante a noite, fabricando compostos tóxicos que detêm herbívoros os quais são ativos durante o dia. Cerca de uma hora após o nascer do sol, as frondes tornam-se verdes devido à migração dos cloroplastos das porções mais internas para as mais externas do talo e começam a realizar fotossíntese rapidamente.

Compostos tóxicos, aparentemente desempenhando funções de defesa similares àquelas atribuídas às toxinas de *Halimeda*, são amplamente distribuídos entre as algas, sendo descobertos novos compostos a cada ano.

CLASSE CHLOROPHYCEAE

A maioria das algas verdes pertence a este grupo diversificado, que apresenta divisão celular envolvendo um ficoplasto. A exclusividade desta característica indica que nenhum outro grupo de organismos derivou de membros desta classe. Chlorophyceae inclui algas unicelulares flageladas e não-flageladas, algas coloniais móveis e não-móveis, algas filamentosas e algas parenquimatosas. Os membros desta classe vivem principalmente em água doce, apesar de poucas espécies unicelulares planctônicas ocorrerem em águas marinhas costeiras. Alguns representantes de Chlorophyceae são essencialmente terrestres, ocorrendo em habitats tais como a neve (Fig. 14.15), o solo ou sobre a madeira.

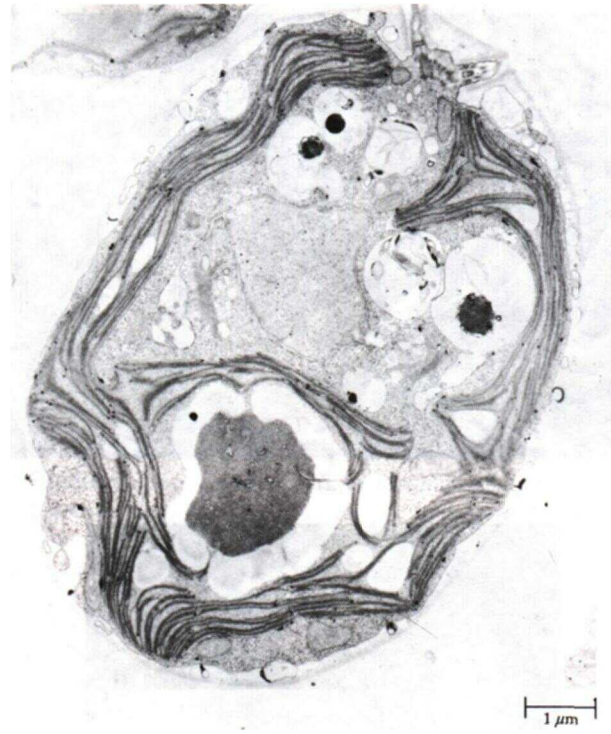
Chlorophyceae Unicelulares Móveis

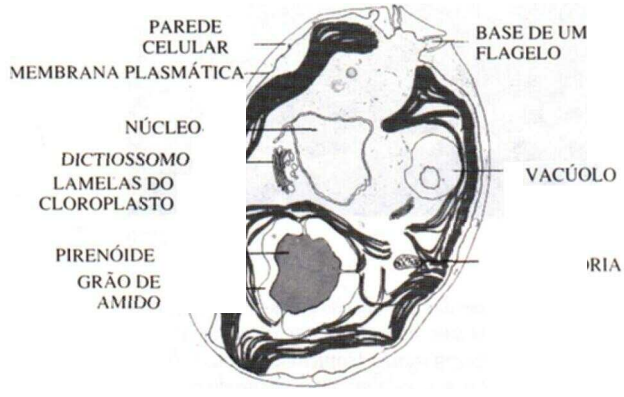
Dentre as Chlorophyceae menos complexas estão os membros unicelulares biflagelados. O mais bem conhecido desses organismos é o gênero *Chlamydomonas*, um dos mais comuns em água doce. Indivíduos deste gênero são pequenos (normalmente menos que 25 micrômetros de comprimento), verdes, arredondados ou em forma de pêra (Fig. 14.30). O organismo move-se rapidamente, com um movimento brusco característico, que resulta do batimento de dois flagelos iguais tipo chicote, que se projetam do seu pólo anterior menor. Os flagelos impulsionam a alga através da água.

Cada célula de *Chlamydomonas* tem um único cloroplasto maciço contendo um corpo pigmentado vermelho — o **estigma** ou mancha ocelar — que pode ser um dispositivo de sombreamento associado a um local de percepção da luz. O fotorreceptor em *Chlamydomonas* é homólogo à rodopsina, um pigmento visual presente em todos os animais multicelulares. Tem sido sugerido, embora ainda não comprovado, que o pigmento visual na mancha ocelar de dinoflagelados também é rodopsina. Estas descobertas sugerem uma origem muito antiga para este pigmento. Indivíduos de *Chlamydomonas* são capazes de se movimentarem em direção à luz de intensidades adequadas.

O cloroplasto de *Chlamydomonas* contém um pirenóide esférico. O protoplasto uninucleado é envolto por uma parede celular fina glicoprotéica, rica em hidroxiprolina, dentro da qual se situa a membrana plasmática. Não há celulose na parede celular de *Chlamydomonas*. Na extremidade anterior da célula existem dois vacúolos contráteis, os quais coletam o excesso de água e o descarregam da célula.

14.29
Halimeda, *uma alga verde sifonácea que é freqüentemente dominante em recifes de águas quentes de todo o mundo. Esta alga produz compostos de sabor desagradável que dificultam o pastoreio por peixes e outros herbívoros marinhos.*





14.30
Chlamydomonas, *uma alga verde unicelular. Somente as bases dos flagelos podem ser vistas nesta elétron-micrografia.*

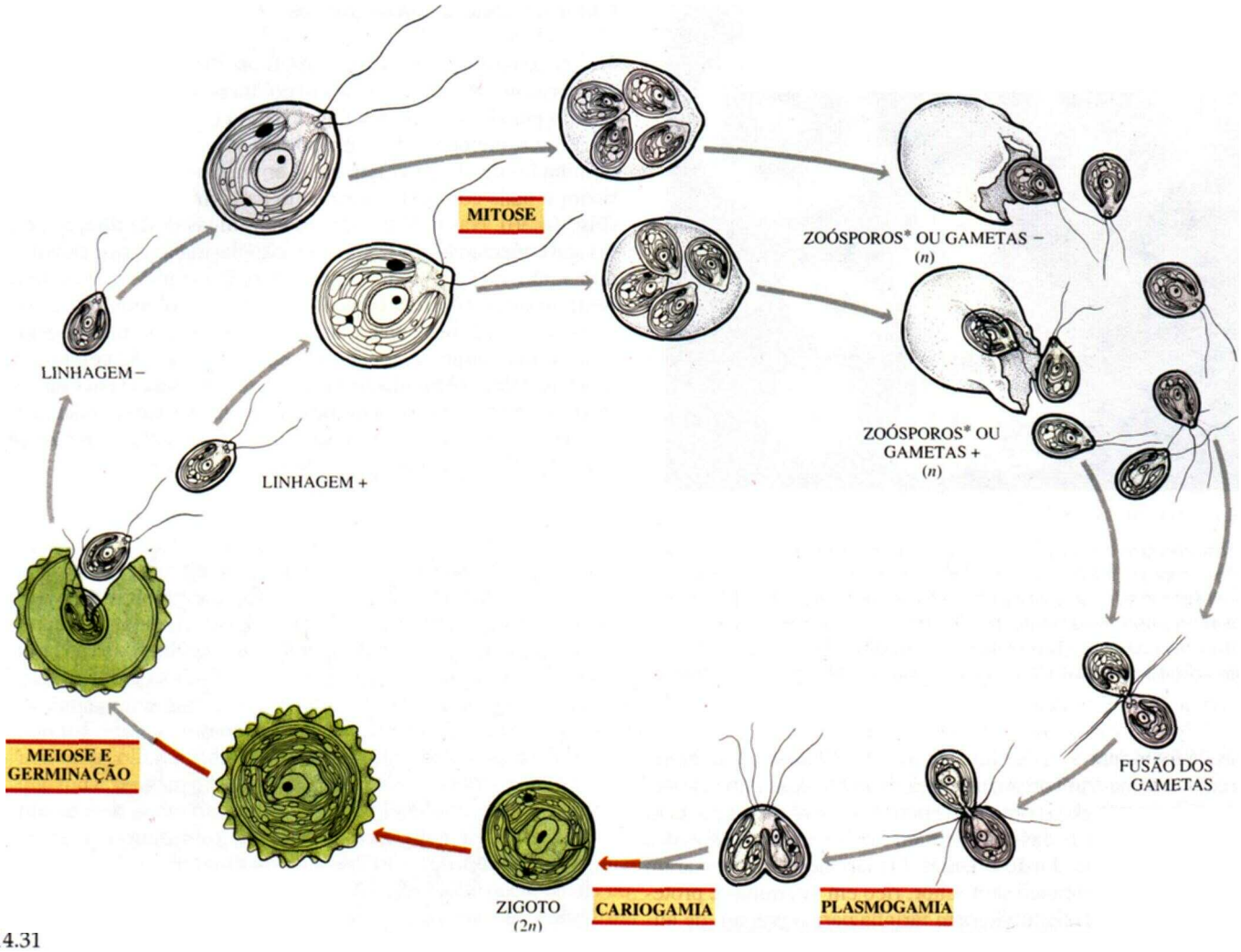
Sob certas condições ambientais, as células de *Chlamydomonas* tornam-se imóveis. Neste estado são geralmente não flageladas e suas paredes tornam-se gelatinosas. Quando as condições mudam, os flagelos podem reaparecer e as células tornam-se novamente livre-nadantes.

Chlamydomonas reproduz-se sexuada e assexuadamente. Durante a reprodução assexuada, o núcleo haplóide divide-se geralmente por mitose para produzir até 16 células-filhas dentro da parede celular parental. Em seguida, cada célula secreta uma parede em volta de si mesma e desenvolve flagelos. As células-filhas secretam uma enzima que quebra a parede parental e assim podem sair, apesar de células-filhas completamente formadas ficarem, muitas vezes, retidas por algum tempo dentro da parede celular parental. Em flagelados primitivos, tais agregações de células-filhas podem ter sido as precursoras de organismos coloniais.

A reprodução sexuada, que ocorre em algumas espécies de *Chlamydomonas,* envolve a fusão de indivíduos pertencentes a diferentes tipos parentais (Fig. 14.31). As células vegetativas são induzidas a formar gametas por deficiência de nitrogênio. Os gametas, que se assemelham às células vegetativas, tornam-se inicialmente agregados. Dentro desse agrupamento são formados pares que ficam juntos, inicialmente pelas suas membranas flagelares e posteriormente por um filamento protoplasmático delicado que os conecta na base dos seus flagelos. Assim que esta conexão protoplasmática é formada, os flagelos tornam-se livres e um ou ambos os pares de flagelos impulsionam os gametas parcialmente fundidos através da água. Os dois gametas fundem-se completamente formando o zigoto. Em seguida, os quatro flagelos encurtam-se e eventualmente desaparecem, e uma parede celular grossa forma-se em volta do zigoto diplóide. Este zigoto de resistência com parede grossa (zigósporo) passa por um período de dormência. A meiose ocorre no final do período de dormência, resultando na formação de quatro células haplóides, cada uma das quais desenvolve dois flagelos e uma parede celular. Estas células podem dividir-se assexuadamente ou cruzar com uma célula de outra linhagem para produzir um novo zigoto. Desta forma, *Chlamydomonas* exibe meiose zigótica (ver Fig. 10.10a), e a fase haplóide é a dominante no seu ciclo de vida.

Em muitas espécies de *Chlamydomonas,* as células dos dois tipos parentais (convencionalmente designadas + e −) são isogâmicas — idênticas no tamanho e na estrutura. Em espécies anisogâmicas de *Chlamydomonas,* os gametas femininos são maiores do que os masculinos, porém ainda são móveis; em espécies oogâmicas, os gametas femininos são imóveis (Fig. 14.32). Desta maneira, toda a gama de variação encontrada entre os gametas das algas é exibida no único gênero *Chlamydomonas.*

Tradicionalmente, *Chlamydomonas* tem sido considerado primitivo entre as algas verdes, porém compartilha muitas características avançadas com outras *Chlorophyceae* e não é semelhante, em alguns detalhes, ao ancestral de todas as algas verdes. Entretanto, células do tipo *Chlamydomonas* assemelham-se às células nas quais devem ter ocorrido modificações que conduziram às linhas evolutivas especializadas na classe, algumas das quais serão discutidas nos quatro grupos seguintes: (1) gêneros unicelulares não-móveis, (2) gêneros coloniais não-móveis, (3) gêneros coloniais móveis e (4) gêneros filamentosos e parenquimatosos.



14.31
Ciclo de vida de Chlamydomonas. *A reprodução sexual ocorre quando gametas de diferentes tipos parentais se juntam, unindo-se primeiro pelas suas membranas flagelares e depois por um fio protoplasmático delicado — o tubo de conjugação. Os protoplastos das duas células fundem-se completamente (plasmogamia), seguido pela união dos seus núcleos (cariogamia). Uma parede espessa é então formada em volta do zigoto diplóide. Após um período de dormência, ocorre meiose e formam-se quatro células haplóides. A reprodução assexuada dos indivíduos haplóides por divisão celular é o modo mais freqüente de reprodução.*

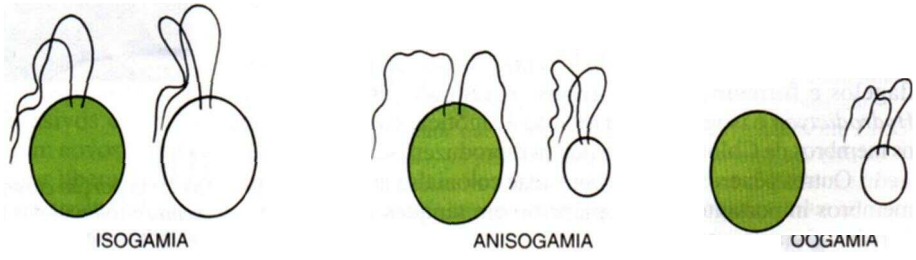
* Os zoósporos + e − podem reciclar diretamente a fase haplóide.

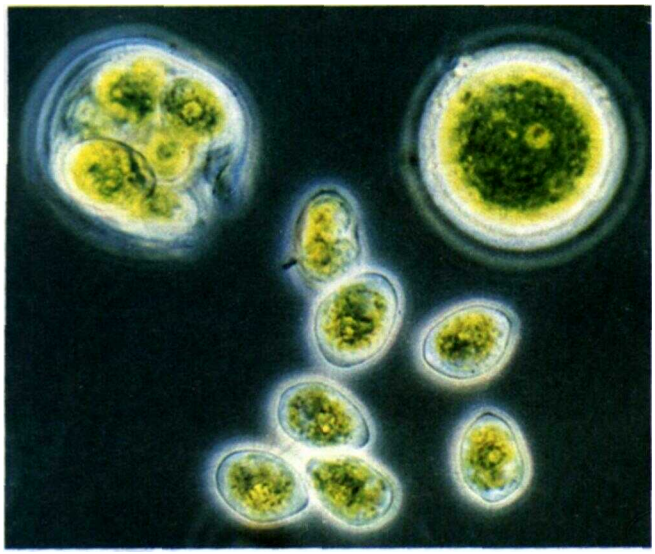
Chlorophyceae unicelulares não-móveis

Chlorella é uma alga verde unicelular que não apresenta flagelos, mancha ocelar e vácuolos contráteis; os indivíduos são mais arredondados e freqüentemente menores que *Chlamydomonas* (Fig. 14.33). Na natureza, *Chlorella* está amplamente distribuída em água doce, salgada e no solo. Cada célula de *Chlorella* contém um único cloroplasto em forma de taça, com ou sem pirenóide, e um único núcleo minúsculo. O único modo de reprodução conhecido em *Chlorella* é assexual, cada célula haplóide dividindo-se mitoticamente duas ou três vezes para originar quatro ou oito células não-móveis.

Chlorella, a primeira alga a crescer em cultura, foi usada extensivamente em estudos que revelaram algumas das etapas bá-

14.32
Tipos de reprodução sexual baseados na forma dos gametas; cada tipo é encontrado em, pelo menos, uma espécie de Chlamydomonas. Isogamia — *os gametas são iguais no tamanho e na forma.* Anisogamia — *um gameta, convencionalmente denominado masculino, é menor que o outro.* Oogamia — *um gameta, geralmente o maior, é imóvel.*





14.33
Chlorococcum echinozygotum, *um parente próximo de* Chlorella. Chlorococcum *é a alga de solo mais comum. No lado superior à esquerda, é mostrada uma célula cheia de zoósporos assexuais que se formaram mitoticamente dentro da célula. As células menores, no centro, são zoósporos biflagelados (os flagelos não estão visíveis). Uma célula vegetativa imóvel é mostrada no lado superior à direita.*

sicas da fotossíntese. A facilidade com que *Chlorella* é mantida em cultura torna-a um organismo experimental ideal. Atualmente, está sendo investigada como fonte potencial de alimentação para seres humanos. Fazendas-piloto foram estabelecidas nos Estados Unidos, Alemanha, Japão e Israel. Os japoneses processaram *Chlorella* num pó branco sem sabor, rico em vitaminas e proteínas, que pode ser misturado com farinha para o preparo de alimentos. *Chlorella* tem sido também investigada como meio de produção de energia; nestes sistemas experimentais, a alga cresce junto com uma bactéria que converte o amido produzido pela alga em lipídios. Tais sistemas podem ser usados em barcos ou em plataformas no mar aberto, ou ainda no espaço, o qual é uma das razões para o interesse atual no seu desenvolvimento.

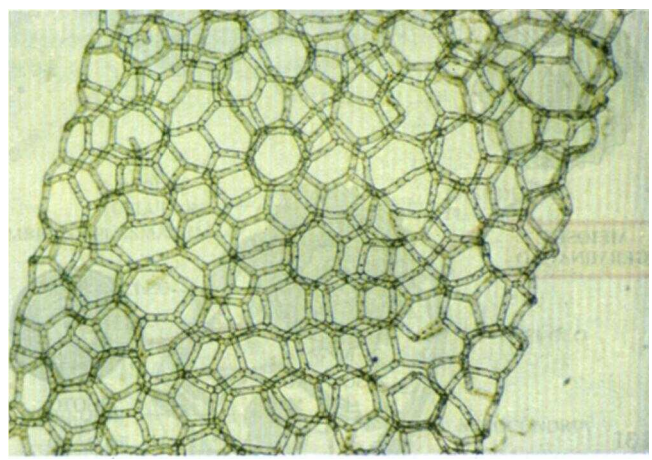
Chlorophyceae coloniais não-móveis

Hydrodictyon, a "rede aquática", é um membro colonial não-móvel de *Chlorophyceae* (Fig. 14.34). Sob condições favoráveis, forma agregados maciços em tanques, lagos e riachos. Cada colônia consiste em muitas células cilíndricas dispostas em forma de um grande cilindro oco. Cada célula, inicialmente uninucleada, torna-se eventualmente multinucleada. Na maturidade, cada célula apresenta um grande vacúolo central, citoplasma periférico contendo os núcleos e um grande cloroplasto reticulado com numerosos pirenóides. *Hydrodictyon* reproduz-se assexuadamente através da formação de zoósporos biflagelados, uninucleados. Eventualmente, os zoósporos formam grupos de quatro a nove (mais tipicamente seis) dentro da célula parental cilíndrica, perdem seus flagelos e formam colônias-filhas. A reprodução sexual em *Hydrodictyon* é isogâmica e a meiose é zigótica, como em todos os membros de Chlorophyceae que se reproduzem sexuadamente.

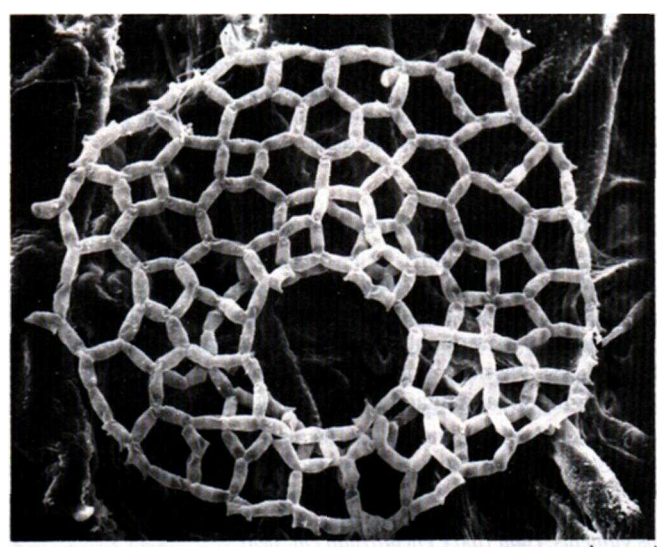
Outros gêneros de Chlorophyceae coloniais não-móveis são membros importantes do fitoplâncton em tanques e lagos temperados, durante o verão.

Chlorophyceae coloniais móveis

Nos gêneros coloniais móveis de Chlorophyceae, células do tipo *Chlamydomonas* agregam-se em colônias, as quais são impulsionadas pelo batimento dos flagelos das células individuais (Fig. 14.35). Os membros deste grupo têm sido, freqüentemente, denominados de "linha volvocínea" em razão do gênero *Volvox*, o maior e mais complexo organismo a exibir este tipo de colônia (Fig. 14.36). Nas colônias de algumas algas deste tipo, as células são conectadas por filamentos citoplasmáticos que possibilitam a integração de todo o organismo. O membro mais simples deste grupo é *Gonium* (Fig. 14.35a, b). A colônia de *Gonium* consiste em células separadas, reunidas em uma matriz gelatinosa. Cada colônia é constituída de 4, 8, 16 ou 32 células (dependendo da espécie) dispostas em disco levemente curvado, em forma de escudo. Os flagelos de cada célula batem separadamente, puxando a colônia inteira para frente. Cada célula em *Gonium* pode dividir-se para produzir uma nova colônia.

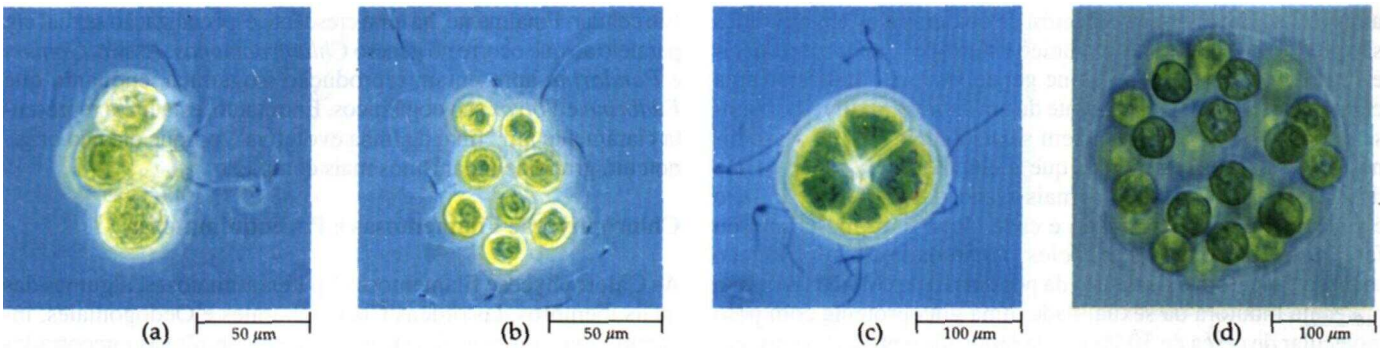


(a)



(b) 50 μm

14.34
(a) *Uma porção corada da "rede aquática",* Hydrodictyon, *um membro colonial das Chlorophyceae.* (b) *Elétron-micrografia de varredura de uma colônia jovem, achatada, de* H. reticulatum.



14.35
Várias Chlorophyceae coloniais. (a) *e* (b) *Duas vistas de* Gonium, (c) Pandorina *e* (d) Eudorina. *Nestas algas, células semelhantes a* Chlamydomonas *aderem numa matriz gelatinosa, formando colônias multicelulares impulsionadas pelo batimento dos flagelos das células individuais. Vários graus de especialização celular são encontrados nos diferentes gêneros.*

Um organismo colonial intimamente relacionado é *Pandorina,* que forma uma colônia ovóide ou elipsóide, fortemente compactada, geralmente consistindo em 16 ou 32 células reunidas dentro de uma matriz (Fig. 14.35c). *Pandorina* apresenta polaridade, pois as manchas ocelares são maiores nas células de uma das extremidades da colônia. Cada célula tem dois flagelos, e como todos os flagelos estão voltados para fora, *Pandorina* rola na água como uma bola. Quando as células atingem seu tamanho máximo, a colônia afunda e cada célula divide-se para formar uma colônia-filha. As colônias-filhas permanecem juntas até que todas tenham desenvolvido flagelos. A matriz parental quebra-se e se abre como uma caixa de Pandora (a qual sugeriu o nome do organismo), liberando novas colônias-filhas.

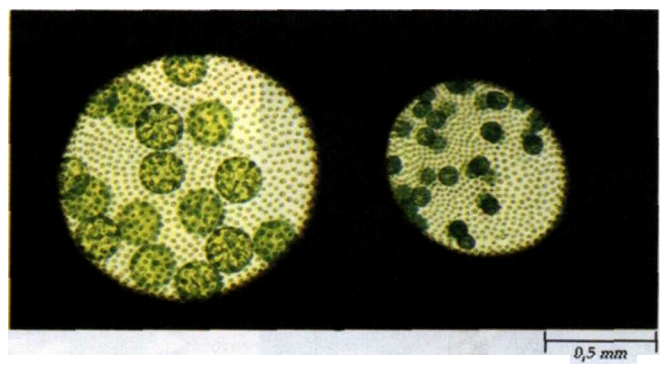
Eudorina é outra colônia esférica constituída de flagelados verdes, cujo número é 32, 64 ou 128 nas espécies mais comuns (Fig. 14.35d). *Eudorina* difere de *Gonium* e de *Pandorina* porque algumas das suas células, menores do que as outras e localizadas na parte anterior da colônia (em relação à direção do movimento), são incapazes de se reproduzir para formar novas colônias. Aqui vemos um início de especialização de função.

Entretanto, a mais espetacular destas algas verdes coloniais é *Volvox* (Fig. 14.36). *Volvox* consiste em uma esfera oca formada de uma única camada de 500 a 60.000 células vegetativas biflageladas e de um pequeno número de células reprodutivas. O número de células na esfera varia de espécie para espécie. Quando *Volvox* gira na água, parece um universo de estrelas num firmamento invisível.

Volvox exibe polaridade, isto é, tem um pólo anterior e um posterior. Os flagelos de cada célula batem de modo a girar a colônia inteira em volta do seu eixo, no sentido horário, à medida que ela se movimenta para frente (geralmente em direção à luz, na maioria dos estágios do seu ciclo de vida).

A maioria das células da colônia esférica de *Volvox* é estritamente vegetativa, e as poucas que se encarregam da reprodução assexual estão geralmente confinadas ao hemisfério posterior, num padrão característico. Em algumas espécies de *Volvox*, as células que vão exercer a função reprodutiva não são claramente distinguíveis nos esferóides jovens, mas se tornam reconhecíveis à medida que sofrem ciclos sucessivos de divisão e crescimento. Por último, estas células originam novos esferóides, os quais "eclodem" do esferóide parental, por liberação de uma enzima que dissolve a matriz parental transparente. Nos membros mais avançados do gênero, entretanto, células reprodutivas assexuais são isoladas desde cedo em cada ciclo reprodutivo e são sempre, estrutural e funcionalmente, diferentes das células vegetativas ou somáticas. Nestas espécies, tais como em *V. carteri* (Fig. 14.36), ocorre uma verdadeira divisão de trabalho entre os dois tipos de células mutuamente dependentes. As células reprodutivas não-móveis dependem das células somáticas móveis não-reprodutivas para conduzi-las até a superfície, onde elas podem obter luz adequada e CO_2 para a fotossíntese. Assim, as espécies mais evoluídas de *Volvox* não são unicamente coloniais como as outras espécies do gênero. Em vez disso, elas são multicelulares e diferenciadas como as plantas e os animais.

A reprodução sexual em *Volvox* é sempre oogâmica, mas os padrões reprodutivos diferem substancialmente entre as vári-



14.36
Dois esferóides (indivíduos) de Volvox carteri. *O esferóide da esquerda é assexual, com 16 células reprodutivas grandes que se dividem para produzir uma nova geração, que também é normalmente assexual. Nesse estágio, a divisão mitótica já ocorreu para produzir esferóides jovens, cada um dos quais, eventualmente, produzirá, por digestão, uma passagem para fora da colônia parental e sairá nadando. Quando submetidos a choque térmico, os esferóides femininos produzem indivíduos sexuais femininos portadores de oosfera (mostrados à direita) e os masculinos produzem indivíduos sexuais masculinos portadores de anterozóides. Os zigotos são resistentes ao calor e ao dessecamento. As aproximadamente 2.000 células pequenas, na periferia da esfera transparente, são células somáticas semelhantes a* Chlamydomonas; *nas colônias maduras de* V. carteri, *as células somáticas não são interligadas, como são em alguns membros do gênero.*

as espécies. Em algumas espécies, as oosferas e os anterozóides são produzidos dentro de um único esferóide. Em outras espécies, membros de um único clone geneticamente uniforme (uma cultura derivada assexuadamente de um único indivíduo) tornam-se esferóides que se reproduzem sexuadamente — ou masculinos ou femininos (esferóides que incluem ambos os sexos são desconhecidos). Em espécies mais avançadas, entretanto, o sexo é geneticamente determinado e cada clone é ou masculino ou feminino. Em todas as espécies já estudadas, a reprodução sexuada é sincronizada dentro da população de colônias por uma molécula indutora da sexualidade, uma glicoproteína com peso molecular de cerca de 30.000. Esta molécula é produzida por um esferóide que se tornou sexuado por algum outro mecanismo ainda pouco compreendido. Uma colônia masculina de *V. carteri* pode produzir indutor suficiente para induzir a reprodução sexual em mais de meio bilhão de outras colônias.

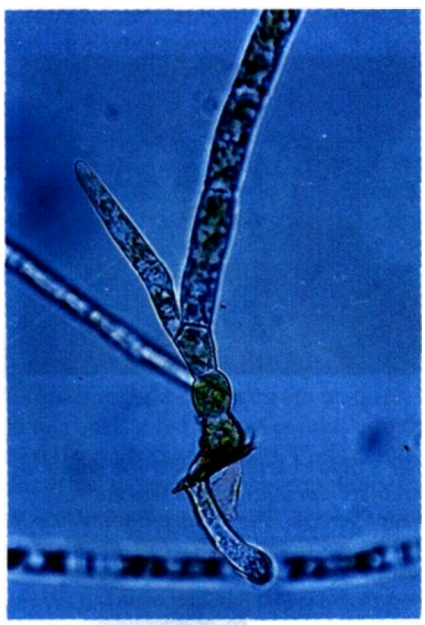
Volvox é um dos organismos multicelulares mais simples que mostra clara divisão de trabalho, e seus indutores sexuais estão entre as mais potentes substâncias biologicamente ativas conhecidas. Portanto, o gênero (especialmente *V. carteri*) tornou-se objeto de muitas pesquisas nos anos recentes. *Volvox* é haplóide como todos os organismos relacionados; entretanto, genes mutantes não são mascarados por alelos dominantes e mutações que afetam o desenvolvimento podem ser prontamente detectadas. Centenas de linhagens com deficiências hereditárias foram isoladas e estão sendo estudadas com o objetivo de se conhecer como os genes específicos regulam a diferenciação celular.

Em síntese, vários indicadores de aumento de especialização em membros coloniais de Chlorophyceae são evidentes. Primeiro, há um aumento no número das células e no tamanho das colônias. Segundo, há uma crescente especialização na morfologia e na função celular. Finalmente, há uma crescente especialização sexual em paralelo ao que ocorre no gênero *Chlamydomonas*. Assim, *Gonium* e *Pandorina* apresentam reprodução isogâmica, enquanto que *Eudorina* e *Volvox* são oogâmicos. Entretanto, esta linha representa claramente um "final de linha evolutiva", porque ela não originou um grupo de organismos mais complexo.

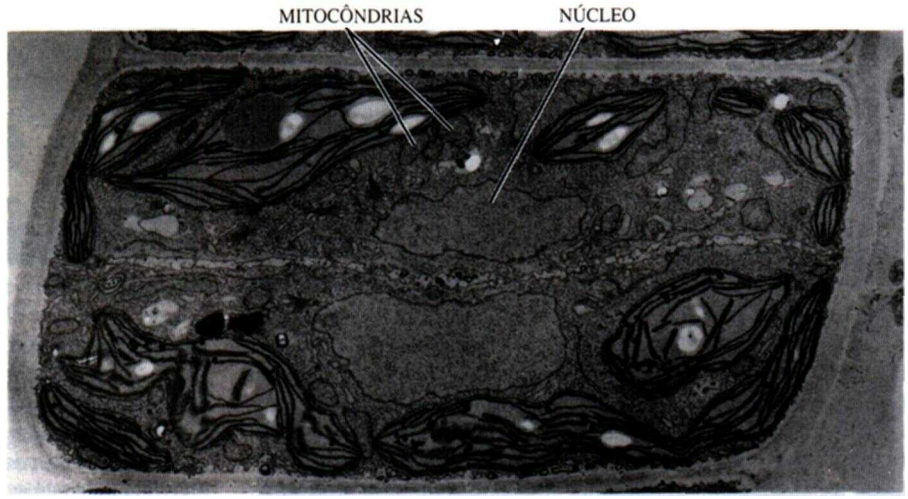
Chlorophyceae Filamentosas e Parenquimatosas

As Chlorophyceae filamentosas e parenquimatosas, algumas das quais membros das ordens Chaetophorales e Oedogoniales, incluem algas que têm as estruturas mais complexas encontradas na classe. Suas células são freqüentemente especializadas em relação a determinadas funções ou em relação à sua posição no talo e, como as células das plantas, são algumas vezes ligadas por plasmodesmas. Apesar de muitos gêneros destes grupos apresentarem uma placa celular como as plantas (Fig. 14.37b), eles também apresentam um ficoplasto, como todas as Chlorophyceae, e portanto não podem ser considerados ancestrais das plantas. Além disso, o envoltório nuclear persiste durante o ciclo mitótico, como acontece em todas as Chlorophyceae.

Um membro filamentoso de Chlorophyceae, *Stigeoclonium* (Fig. 14.37), assemelha-se superficialmente a *Ulothrix zonata* (Fig. 14.25) mas apresenta todas as outras características de Chlorophyceae. Os dois gêneros, juntamente com outras Chlorophyceae, atualmente reconhecidos como distintos, foram anteriormente considerados pertencentes a um mesmo gênero. Entretanto, eles estão agora colocados em diferentes classes, com base em estudos detalhados ao microscópio eletrônico. *Stigeoclonium*, ao contrário de *Ulothrix*, tem filamentos ramificados.

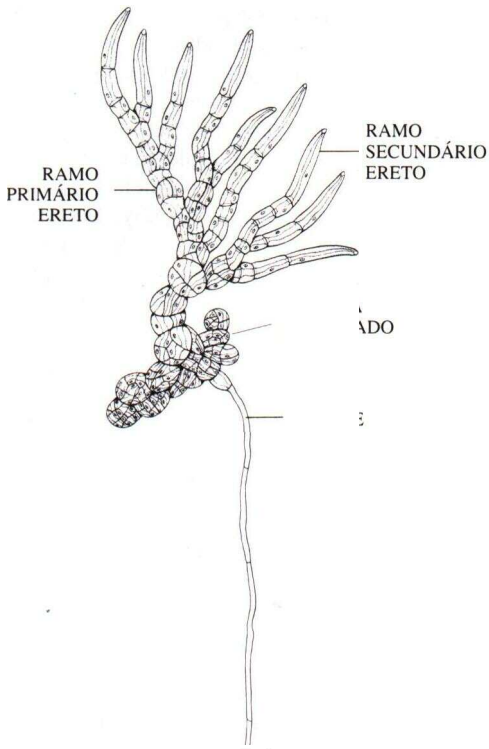


(a)



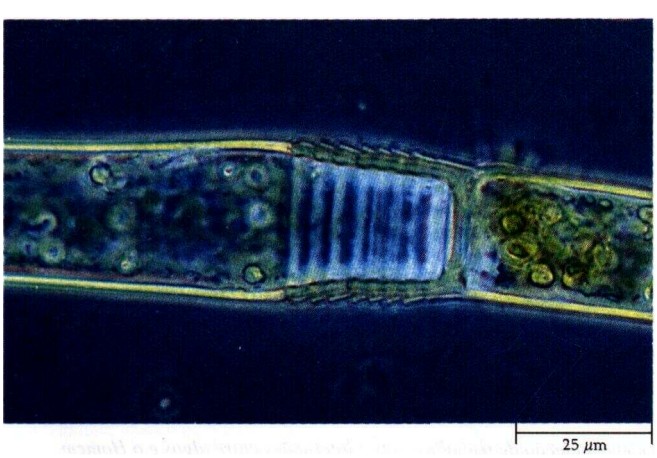
(b)

14.37
Stigeoclonium, *um membro filamentoso e ramificado das Chlorophyceae que inicialmente foi considerado pertencente ao gênero* Ulothrix *(Ulvophyceae). (a) Ramificação inicial em um indivíduo jovem, com um apressório escuro na sua base e um rizóide estendendo-se para baixo. (b) A divisão celular em* Stigeoclonium *ocorre pela formação de uma placa celular, a qual está quase completa neste estágio da citocinese, mostrado nesta elétron-micrografia. A placa celular pode ser vista como uma faixa estreita disposta horizontalmente no meio da elétron-micrografia. Os núcleos estão próximos durante a citocinese porque o fuso colapsa na telófase da mitose precedente. O ficoplasto não está visível neste aumento relativamente pequeno.*

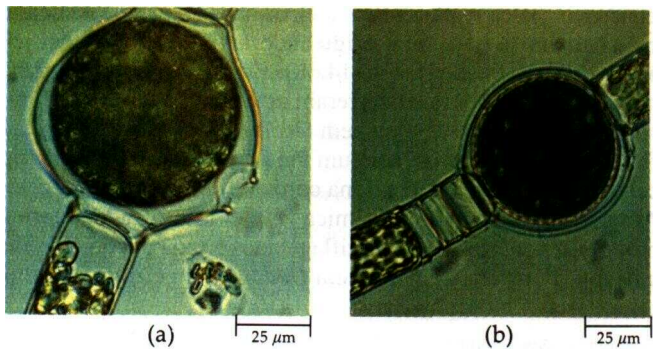


14.38
Fritschiella, *um membro terrestre das Chlorophyceae. Em sua adaptação ao habitat terrestre,* Fritschiella *desenvolveu, independentemente, alguns dos caracteres que são peculiares às plantas.*

Fritschiella é uma alga terrestre que se assemelha a *Stigeoclonium* na maioria das suas características microscópicas, porém é mais complexa. O talo de *Fritschiella* consiste em rizóides subterrâneos, um sistema parenquimatoso prostrado próximo à superfície do solo, e dois tipos de ramos eretos (Fig. 14.38). *Fritschiella* cresce sobre superfícies úmidas, tais como troncos de árvores, paredes e folhas. Como as plantas, *Fritschiella* tornou-se adaptada à existência terrestre e exibe algumas



14.39
Oedogonium, *um membro filamentoso não-ramificado das Chlorophyceae. Parte do filamento vegetativo mostrando cicatrizes anelares.*



14.40
A reprodução sexual em Oedogonium *é oogâmica. Cada oogônio produz uma única oosfera, enquanto cada anterídio produz dois anterozóides multiflagelados.* (a) *Um oogônio de* Oedogonium *cardiacum, com uma oosfera grande, redonda e um anterozóide embaixo, à direita.* (b) *Um oogônio de* Oedogonium foveolatum *com um zigoto jovem e uma cadeia de anterídios vazios à esquerda.*

das características que provavelmente ocorreram em plantas ancestrais.

Oedogonium é uma alga filamentosa não-ramificada; os indivíduos são fixos ao substrato por um apressório. *Oedogonium* tem características muito diferentes, especialmente com relação à divisão celular. As células deste gênero são uninucleadas, com um cloroplasto reticulado na periferia da célula. Quando uma célula de *Oedogonium* se divide, um anel de material de parede forma-se próximo à sua extremidade superior (apical). Em seguida à divisão do núcleo, um dos núcleos-filhos migra para a extremidade superior da célula e a parede rompe-se violenta e precisamente neste anel. O anel de material de parede expande-se num cilindro, o qual constitui a parede da célula-filha superior que está mais próxima do ápice do filamento. Uma nova parede transversal forma-se no plano do ficoplasto, imediatamente depois da borda da parede da célula parental rompida. Como

Algas Verdes Simbiônticas

Muitas algas, incluindo algas verdes, são simbiônticas com outros organismos. A maioria das algas verdes simbiônticas assemelha-se ao gênero *Chlorella* (ver Fig. 14.3a); elas podem ser encontradas vivendo dentro de muitos protozoários de água doce, esponjas, hidras e alguns vermes achatados. A maioria destas algas reproduz-se por divisão celular simples e se dividem dentro das células dos seus hospedeiros, com os quais permanecem em contato íntimo.

A alga verde *Tetraselmis convolutae*, um membro da classe Pleurastrophyceae, é encontrada principalmente nas células subepidérmicas do verme achatado marinho *Convoluta roscoffensis*. Dentro das células do verme achatado, *Tetraselmis* não apresenta parede celular e tem uma forma irregular; sua membrana plasmática, muito aumentada em área superficial por projeções digitiformes, está em contato mais ou menos direto com a membrana vacuolar da célula do hospedeiro. Quando removida do verme achatado e cultivada isoladamente, *Tetraselmis* apresenta parede celular, quatro flagelos e um estigma, os quais estão ausentes quando ela é simbiôntica. Outro exemplo de simbiose envolvendo cloroplastos de algas verdes é discutido anteriormente.

conseqüência da expansão do anel, as abas da parede da célula-mãe curvam-se para fora, originando as "capas" ou cicatrizes anelares características (Fig. 14.39). Estas cicatrizes refletem o número de divisões que ocorreram nesta célula.

A reprodução assexual em *Oedogonium* ocorre através da formação de zoósporos, com um único zoósporo produzido por célula. Cada zoósporo tem uma coroa de cerca de 120 flagelos. A reprodução sexual é oogâmica (Fig. 14.40). Cada anterídio produz dois anterozóides multiflagelados e cada oogônio produz uma única oosfera. A meiose em *Oedogonium* é zigótica, como em todas as Chlorophyceae.

Resumo

As três divisões de algas, inteira ou parcialmente multicelulares, discutidas neste capítulo compreendem as algas vermelhas (divisão Rhodophyta), as algas pardas (divisão Phaeophyta) e as algas verdes (divisão Chlorophyta). Os membros destas divisões são na grande maioria aquáticos; as algas pardas e as vermelhas são de grande importância nos habitats marinhos, e as algas verdes são freqüentemente abundantes em habitats de água doce, especialmente nos meses mais quentes. Alguns gêneros de algas verdes também ocorrem no mar e poucos gêneros de algas vermelhas e pardas ocorrem em água doce. Em todos estes habitats, os membros destas divisões exercem um papel ecológico comparável ao das plantas nos habitats terrestres.

As várias divisões de algas parecem ter se originado de relações simbiônticas entre células eucarióticas não-fotossintetizantes semelhantes a protozoários e bactérias fotossintetizantes. Os cloroplastos das algas vermelhas são bioquímica e estruturalmente muito semelhantes às cianobactérias, a partir das quais eles provavelmente derivaram. Atualmente, está sendo investigado se os cloroplastos, bioquimicamente diferentes, de algas pertencentes a outras divisões evoluíram a partir dos cloroplastos de algas vermelhas ou se derivaram diretamente de grupos de bactérias fotossintetizantes com características diferentes.

Rhodophyta (algas vermelhas) constitui um grupo grande, especialmente comum em águas marinhas mais quentes. Crescem quase sempre fixas a um substrato, e algumas ocorrem em grandes profundidades (alcançam até 268 metros). Elas contêm ficobilinas, que conferem sua cor característica, e clorofila *a*.

Phaeophyta (algas pardas) inclui as algas marinhas maiores e mais complexas. Em muitas espécies, o talo vegetativo é bem diferenciado em apressório, estipe e lâmina. Algumas têm tecidos condutores, cuja complexidade as aproxima de plantas vasculares. Os cloroplastos de algas pardas contêm clorofilas *a* e *c*, juntamente com grande quantidade de fucoxantina, que confere a coloração verde-oliva a marrom-escuro a este grupo de algas. O esporófito é geralmente maior do que o gametófito.

Chlorophyta (algas verdes) é a maior e mais diversificada das três divisões aqui consideradas e aquela a partir da qual as plantas provavelmente evoluíram. Seus cloroplastos, que contêm clorofilas *a* e *b* e carotenóides, são os locais de armazenamento de amido; neste aspecto são idênticos aos cloroplastos das plantas. Os ancestrais das algas verdes parecem ter sido organismos unicelulares flagelados com escamas. A divisão compreende pelo menos cinco classes, das quais três são tratadas com detalhe.

Charophyceae e Chlorophyceae ocorrem principalmente em água doce, enquanto Ulvophyceae ocorre principalmente em habitats marinhos. Todas as três classes incluem gêneros unicelulares, gêneros com poucas células e gêneros filamentosos e parenquimatosos; Chlorophyceae inclui também gêneros coloniais móveis e não-móveis. Os esporos móveis de Charophyceae são assimétricos e têm flagelos laterais ou subapicais que se projetam em ângulo reto, enquanto os das outras duas classes são radialmente simétricos e têm flagelos apicais.

Nas Chlorophyceae, o fuso mitótico colapsa na telófase, e um ficoplasto se desenvolve. O ficoplasto é um sistema de microtúbulos citocinéticos orientados paralelamente ao plano de divisão celular. Em Charophyceae e Ulvophyceae, o fuso mitótico persiste durante a telófase. Além disso, em algumas Charophyceae ocorre um fragmoplasto, um sistema de microtúbulos orientado em ângulo reto em relação ao plano de divisão celular, como nas plantas.

A reprodução sexual em Charophyceae e Chlorophyceae sempre envolve a produção de um zigósporo dormente e é caracterizada por meiose zigótica; a reprodução sexual em Ulvophyceae freqüentemente envolve alternância de gerações (meiose espórica), e zigotos dormentes são raros.

Sugestão para Leituras Adicionais

Bold, Harold C., and Michael J. Wynne: *Introduction to the Algae: Structure and Reproduction*, 2d ed., Prentice Hall, Inc., Englewood Cliffs, N.J., 1985.

Um trabalho detalhado sobre algas, o qual contém muitas informações de todos os grupos; ordenado taxonomicamente.

Bremer, Kåre: "Summary of Green Plant Phylogeny and Classification," *Cladistics* 1(4):369-385, 1985.

Uma tentativa cuidadosa para traçar as afinidades entre os organismos fotossintéticos; ilustra bem as maneiras de raciocínio utilizadas para deduzir os caminhos evolutivos.

Chapman, A.R.O.: *Biology of Seaweeds: Levels of Organization*, University Park Press, Baltimore, Md., 1979. *

Uma visão das algas marinhas verdes, pardas e vermelhas, direcionada biologicamente; a discussão abrange desde ultra-estrutura e função celular, até ecologia de comunidades.

Dring, M.J.: *The Biology of Marine Plants*, Edward, M. Arnold, Publishers, Ltd., London, 1982.*

Uma introdução concisa aos estudos experimentais sobre padrões de crescimento em algas, em relação à sua genética, evolução e ecologia.

Duffy, J. Emmett and Mark E. Hay: "Seaweed Adaptations to Herbivory," *BioScience* 40(5):368-375, 1990.

As defesas químicas, estruturais e morfológicas das algas marinhas são freqüentemente ajustadas a padrões de ataque temporais e espaciais.

Esser, Karl: *Cryptograms: Cyanobacteria, Algae, Fungi, Lichens*, Cambridge University Press, New York, 1982.

Uma boa revisão dos grupos enumerados no título do livro, incluindo um manual compreensivo de técnicas de laboratório para estes organismos.

Graham, Linda E.: "The Origin of the Life Cycle of Land Plants," *American Scientist* 73:178-186, 1985.

Este trabalho apresenta uma discussão atual da maneira como uma simples modificação no ciclo de vida de uma alga verde extinta poderia ter sido responsável pela origem das plantas.

Lee, R.E.: *Phycology*, 2d ed., Cambridge University Press, Cambridge, England, 1989.

Excelente revisão de todos os grupos de algas.

Lembi, Carole A., and J. Robert Waaland: *Algae and Human Affairs*, Cambridge University Press, Cambridge, England, 1988.

Excelente coleção de trabalhos sobre interações entre algas e o Homem.

* Disponível em brochura

Lobban, Christopher S., Paul J. Harrison, and Mary Jo Duncan: *The Physiological Ecology of Seaweeds*, Cambridge University Press, New York, 1986.

Uma síntese recente da fisiologia das algas marinhas bentônicas e sua relação com a distribuição.

Lobban, Christopher, S., and Michael J. Wynne (eds.): *The Biology of Seaweeds*, Blackwell Scientific Publications/University of California Press, Berkeley, Calif., 1982.

Um excelente tratado avançado sobre a estrutura, reprodução, ecologia, fisiologia, bioquímica e usos das algas marinhas bentônicas.

Saffo, Mary Beth: "New Ligth on Seaweeds," *BioScience* 37(9):654-664, 1987.

Estudos recentes têm levado a uma reavaliação do papel dos pigmentos captadores de luz na zonação de profundidade das algas marinhas bentônicas.

Scagel, R.F., et al.: *Nonvascular Plants: An Evolutionary Survey*, Wadsworth Publishing Co., Inc., Belmont, Calif., 1982.

Um excelente tratamento sinóptico de todos os grupos de organismos fotossintéticos, exceto plantas vasculares.

South, G.R., and A. Whittick: *Introduction of Phycology*, Blackwell Scientific Publications, Oxford, England, 1987.

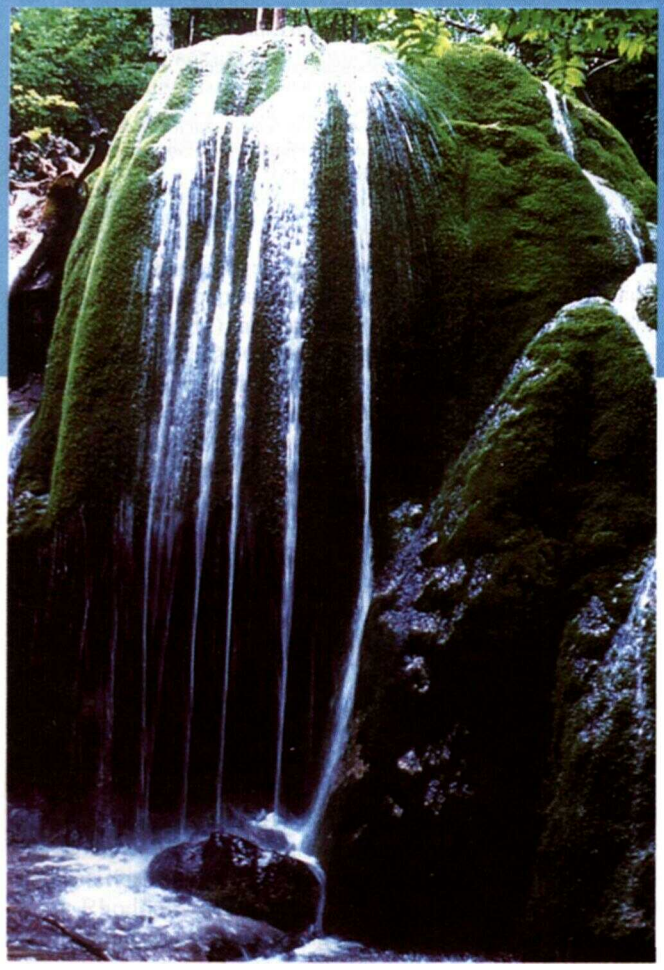
Uma revisão moderna das algas, bem escrita e ilustrada.

Van Der Meer, John P.: "The Domestication of Seaweeds," *BioScience* 33:172-176, 1983.

Uma análise interessante do modo com que a seleção racional de novas linhagens e o manejo aperfeiçoado de produção poderiam levar a melhores rendimentos de algas marinhas bentônicas.

CAPÍTULO 15

Briófitas



15.1
Crescimento denso de musgo Fissidens *sobre rochas calcárias numa cachoeira. Esta fotografia foi tirada numa reserva natural a oeste de Yalta, na Península da Criméia, na Ucrânia.*

Numerosas linhas de evidência revistas no último capítulo indicam que as plantas, um grupo essencialmente terrestre, originaram-se de alguns grupos antigos de algas verdes. Como algas verdes, as plantas têm clorofila *a* como seus principais pigmentos fotossintetizantes e clorofila *b* e carotenóides como pigmentos acessórios. Uma única característica atribuída a plantas e algas verdes é que o amido, sua principal reserva de carboidrato alimentar, é depositado nos cloroplastos; em outros organismos eucarióticos fotossintetizantes as reservas alimentares são depositadas fora dos cloroplastos. A celulose é também o principal componente da parede celular em algumas algas verdes. Finalmente, as plantas formam um fragmoplasto e uma placa celular durante o processo de divisão celular. Os únicos organismos vivos que possuem essas características são poucos gêneros de algas verdes. Desde que todas as plantas possuem essas características, parece que são todas originárias de um remoto descendente comum — ou talvez de muitos diferentes, mas relacionados às algas verdes — que com sucesso invadiram a terra. O musgo, um dos tipos de plantas tratados neste capítulo, é mostrado na Fig. 15.1.

Aparentemente, os descendentes de plantas têm uma alternância de gerações heteromórficas bem desenvolvidas, pois esse tipo de ciclo vital é universal entre os membros do reino. Todas as plantas são oogâmicas. Além disso, todas têm embrião; seus zigotos começam a se dividir enquanto são mantidos dentro da geração gametofítica e são nutricionalmente dependentes. Nas algas verdes faltam embriões e na maioria delas o desenvolvimento do zigoto é essencialmente independente do gametófito feminino. Embriões dependentes certamente originaram-se prematuramente na história das plantas e podem ter estado presentes, com alternância de gerações, em seu ancestral comum. Os gametófitos desse ancestral provavelmente produziam gametângios multicelulares como as plantas atuais. Entretanto, os gametângios de plantas, que diferem um do outro no detalhe de seu desenvolvimento, podem ter se originado independentemente em diferentes linhas evolucionárias. As plantas mais primitivas provavelmente também tinham esporos envolvidos pelas paredes protetoras e altamente resistentes de biopolímero esporopolenina, como todas as plantas atuais.

Os organismos que tiveram sucesso em fazer a transição da água para a terra desenvolveram caracteres que evitam a dessecação. Um desses caracteres foi o desenvolvimento de uma

camada externa estéril ao redor das células protetoras de anterozóide e da oosfera dos gametângios masculino e feminino, chamada **anterídio** e **arquegônio**, respectivamente. Os embriões das plantas são protegidos dentro do arquegônio. A camada externa estéril foi também formada ao redor das células produtoras de esporos, os **esporângios**. As partes aéreas da maioria das plantas são cobertas com uma camada de cera, a cutícula, que ajuda a prevenir a dessecação. Essa cutícula está intimamente relacionada com a presença de estômato, poros especializados que funcionam primariamente na regulação de troca gasosa.

Não sabemos que espécie de tecido condutor, caso tenha havido, possa ter estado presente no ancestral das plantas. Alguns fósseis anteriores ao período Ordoviciano, entretanto, têm células alongadas que lembram traqueídeos. Há também evidências de substâncias como lignina na parede dessas células desde o período Siluriano. As primeiras plantas terrestres foram provavelmente endomicorrizas, com um zigomiceto como fungo associado (ver Fig. 12.40); associações micorrízicas são encontradas em todos os grupos de plantas viventes.

Os fósseis mais antigos conhecidos que lembram plantas são da primeira parte do período Siluriano, cerca de 430 milhões de anos atrás (ver Fig. 1.4). Gametófitos bem desenvolvidos são conhecidos do período Devoniano, alguns com até 400 milhões de anos (Fig. 15.2). Por causa da existência desses fósseis, podemos assumir que o hipotético ancestral comum das plantas, uma alga verde relativamente complexa (ver Fig. 14.22), invadiu a Terra há mais de 430 milhões de anos. Esporos tétrades, fragmentos do que parece ter sido células condutoras especializadas e fragmentos semelhantes a cutícula datando do período Ordoviciano, cerca de 450 milhões de anos atrás, sugerem a possibilidade de uma origem mais antiga das plantas.

A Natureza das Briófitas

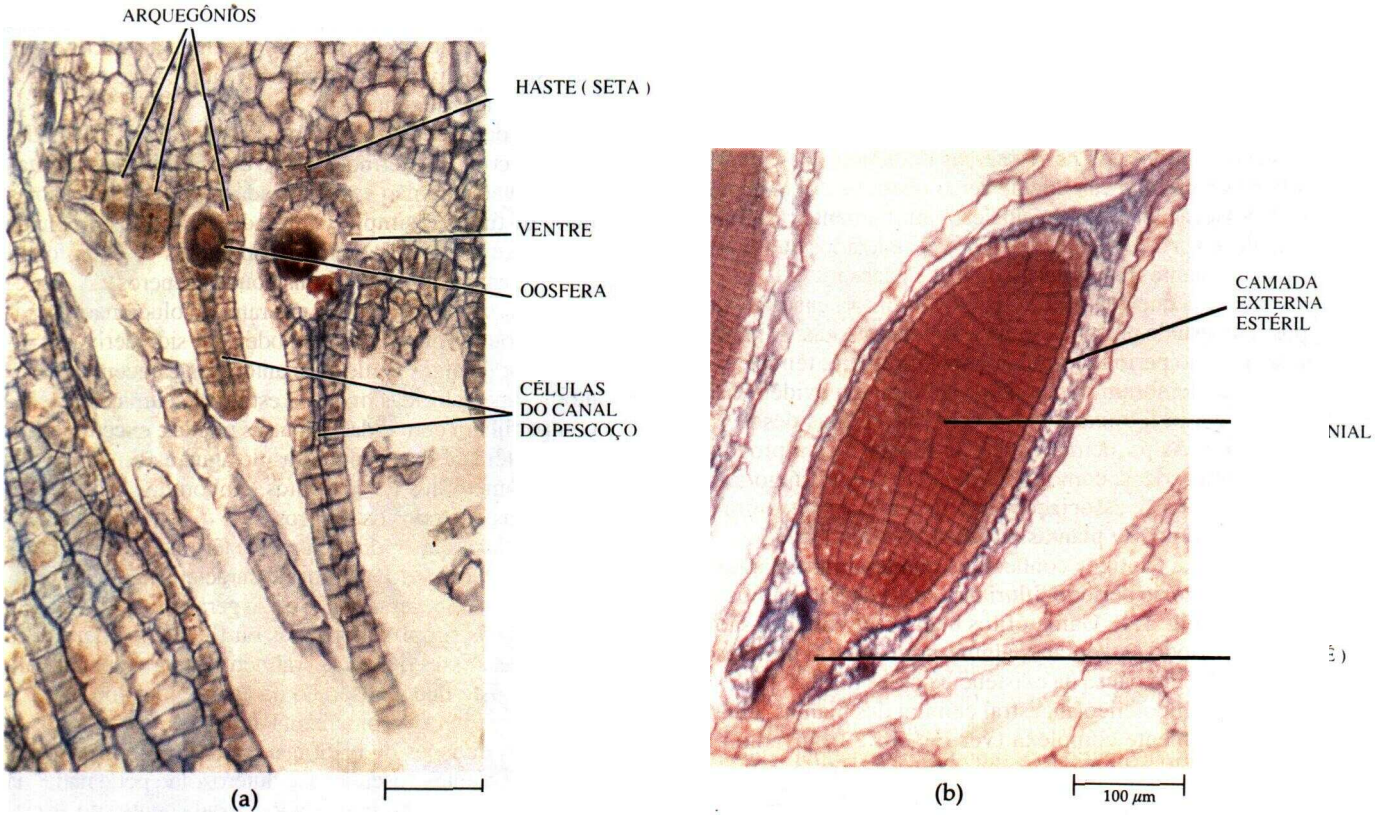
As três divisões de plantas — as hepáticas (divisão Hepatophyta), antóceros (divisão Anthocerotophyta) e musgos (divisão Bryophyta) — têm sido chamadas tradicionalmente "briófitas" e contrastadas, como um grupo, com a divisão de plantas vasculares. Em "briófitas", os gametófitos são sempre independentes nutricionalmente dos esporófitos, enquanto os esporófitos são permanentemente ligados aos gametófitos e variam na sua dependência. Em outras palavras, o gametófito é a geração conspícua e dominante nas três divisões de briófitas. Na outra divisão, as plantas vasculares, o esporófito é a geração conspícua e dominante.

A maioria dos cientistas agora acredita que "briófita" poderia ser entendida como um termo coletivo de três divisões distintas de plantas relativamente não especializadas. As hepáticas são as plantas mais distintas e simples, faltando estômatos e células condutoras especializadas (filamentos condutores de água foram encontrados nos gametófitos de alguns poucos gêneros). As hepáticas parecem claramente constituir um ramo evolucionário separado de todas as outras plantas, e elas podem ter sido derivadas independentemente de algas verdes. Os antóceros carecem de células condutoras especializadas mas têm estômatos, uma característica que compartilham com todas as outras plantas, exceto hepáticas. Os musgos têm células condutoras de água e alimento especializadas nos gametófitos e esporófitos, embora tais células não sejam encontradas em todos os gêneros.

As três divisões que tradicionalmente têm sido consideradas briófitas compartilham certo número de caracteres não especializados. Por exemplo, seus gametófitos estão geralmente aderidos ao substrato por células simples alongadas ou filamentos de células chamadas **rizóides.** Esses rizóides geralmente servem apenas para fixar as plantas, visto que a absorção de água e íons inorgânicos comumente ocorre direta e rapidamente através do gametófito.

Nessas três divisões de briófitas, como em grupos menos especializados de plantas vasculares, o anterozóide pode nadar na água para alcançar a oosfera, que está localizada dentro do arquegônio. Os arquegônios têm a forma de garrafa, com um longo pescoço e a porção basal dilatada, o **ventre**, que envolve uma simples oosfera (Fig. 15.3a). As células centrais do pescoço, as **células do canal do pescoço**, desintegram-se quando o arquegônio é maduro, resultando em um tubo com substância mucilaginosa em que o anterozóide nada até a oosfera. O anterídio alongado ou esférico é comumente pedunculado e consiste em uma camada externa estéril de célula espessa, circundada por numerosas **células androgoniais** (Fig. 15.3b). Cada célula androgonial, em hepáticas, antóceros e musgos, forma um anterozóide simples, biflagelado. Após a fecundação, o zigoto é retido no ventre do arquegônio, onde desenvolve um embrião. Durante um certo período, as células do ventre

15.2
(a) *Secção longitudinal do gametófito de Rhynie, da Escócia. Essa planta viveu no período Devoniano, cerca de 400 milhões de anos atrás. As setas indicam a posição dos anterídios na superfície superior do gametófito.* (b) *Anterozóides maduros são mostrados na secção do anterídio. Pelo seu tamanho e complexidade, tais gametófitos lembram aqueles de briófitas. Não se sabe se os esporófitos da primeira parte do Devoniano, na mesma formação rochosa, têm alguma relação com esses gametófitos.*

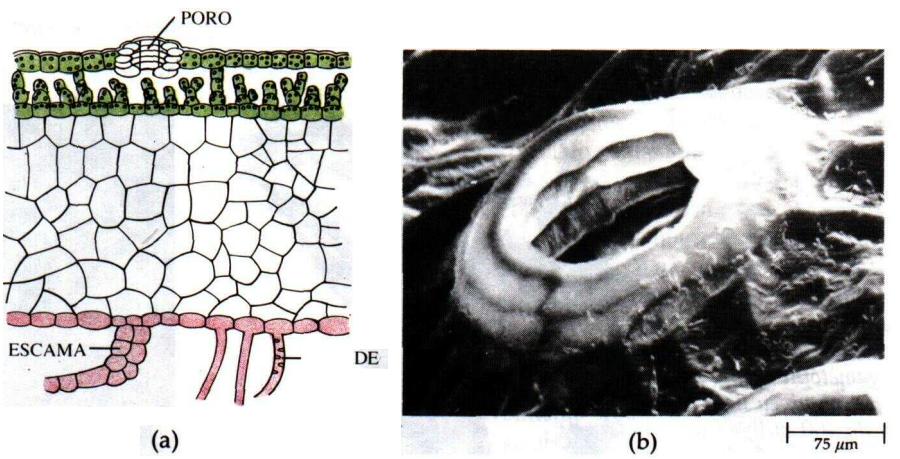


15.3
Gametângios de Marchantia, *uma hepática.* (a) *Detalhe de vários arquegônios nos diferentes estágios de desenvolvimento.* (b) *Um anterídio em desenvolvimento. Em* Marchantia, *o arquegônio e o anterídio são formados em gametófitos diferentes.*

se dividem e aumentam, e o ventre acompanha o crescimento do jovem esporófito dentro do arquegônio; o arquegônio dilatado é chamado **caliptra**. Os detalhes subseqüentes do desenvolvimento diferem nas hepáticas, antóceros e musgos.

As Hepáticas: Divisão Hepatophyta

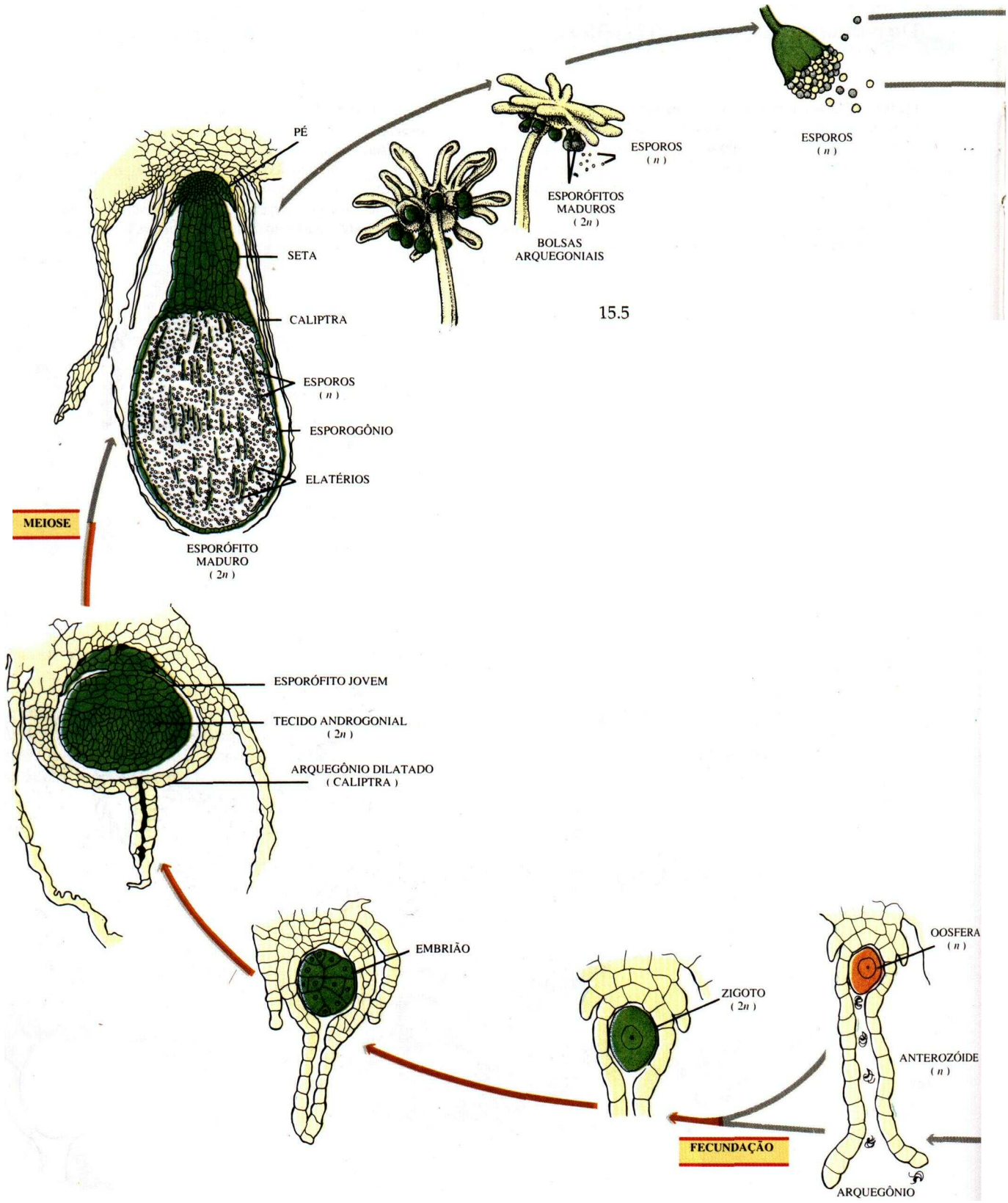
As hepáticas (ou fígado) possuem cerca de 6.000 espécies de pequenas plantas que são geralmente inconspícuas, embora

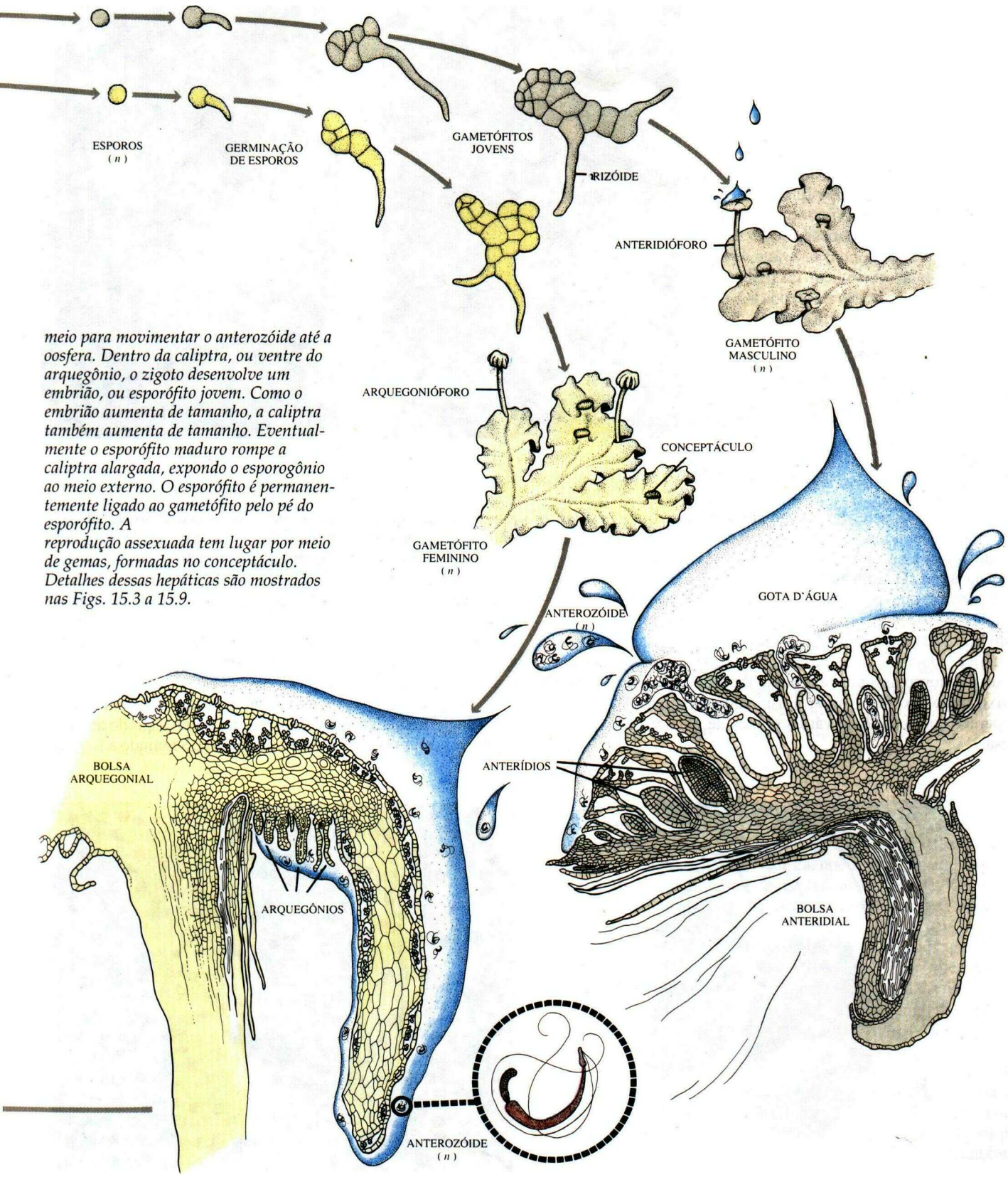


15.4
(a) *Secção transversal do gametófito de* Marchantia, *uma hepática talosa. Células com numerosos cloroplastos são evidentes na camada superior, e há várias camadas de células incolores abaixo dela, bem como rizóides que fixam o talo da planta ao substrato. Poros permitem a troca gasosa nas camadas aeríferas que infestam a camada dorsal fotossintetizante. As células especializadas que circundam cada poro são geralmente arranjadas em quatro ou cinco fileiras circulares superpostas de quatro células cada, e toda a estrutura é em forma de barril. Sob condições secas, as células da fileira mais baixa, que geralmente faz saliência dentro da câmara, cresce justaposta, enquanto que sob condições úmidas elas se separam. Assim, os poros apresentam uma função similar à do estômato de plantas vasculares.* (b) *Eletromicrografia de varredura de um poro na superfície dorsal do gametófito de* Marchantia.

Dispersão dos Esporos em Hepáticas

Há três métodos de dispersão dos esporos em hepáticas: (a) A maioria das hepáticas lembra *Cephalozia* na expulsão dos seus esporos. A cápsula contendo os elatérios com seus esporos secos abre-se em fendas. Expostos ao ar, os elatérios secos, inicialmente enrolados, assim atingindo um ponto crítico, subitamente se expandem. Como resultado, os esporos são expulsos dos elatérios e liberados da cápsula. (b) Em *Marchantia*, a cápsula com os esporos secos, ligados nas setas, abre-se em fendas, expondo os elatérios ao ar. À medida que os elatérios secam eles se torcem, ajudando a dispersão dos esporos da cápsula. (c) O método menos comum de dispersão de esporos é visto em *Frullania*. Quando seca, a cápsula abre-se em quatro secções. Os elatérios são inicialmente ligados a ambas as pontas da cápsula. Durante a secagem, apenas uma das pontas de cada elatério avança livre a partir do centro da cápsula, espalhando os esporos.


ESPOROS
(n)
ESPOROS
(n)
ESPORÓFITOS
MADUROS
(2n)
BOLSAS
ARQUEGONIAIS
PÉ
SETA
CALIPTRA
ESPOROS
(n)
ESPOROGÔNIO
ELATÉRIOS
MEIOSE
ESPORÓFITO
MADURO
(2n)
15.5
ESPORÓFITO JOVEM
TECIDO ANDROGONIAL
(2n)
ARQUEGÔNIO DILATADO
(CALIPTRA)
EMBRIÃO
ZIGOTO
(2n)
OOSFERA
(n)
ANTEROZÓIDE
(n)
FECUNDAÇÃO
ARQUEGÔNIO



meio para movimentar o anterozóide até a oosfera. Dentro da caliptra, ou ventre do arquegônio, o zigoto desenvolve um embrião, ou esporófito jovem. Como o embrião aumenta de tamanho, a caliptra também aumenta de tamanho. Eventualmente o esporófito maduro rompe a caliptra alargada, expondo o esporogônio ao meio externo. O esporófito é permanentemente ligado ao gametófito pelo pé do esporófito. A reprodução assexuada tem lugar por meio de gemas, formadas no conceptáculo. Detalhes dessas hepáticas são mostrados nas Figs. 15.3 a 15.9.

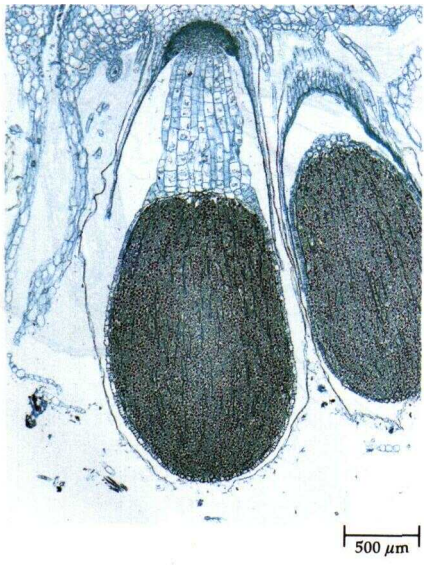
(a) (b)

15.6
Gametófitos de Marchantia. *Os anterídios* (a) *e arquegônios* (b) *são elevados em hastes acima dos talos.*

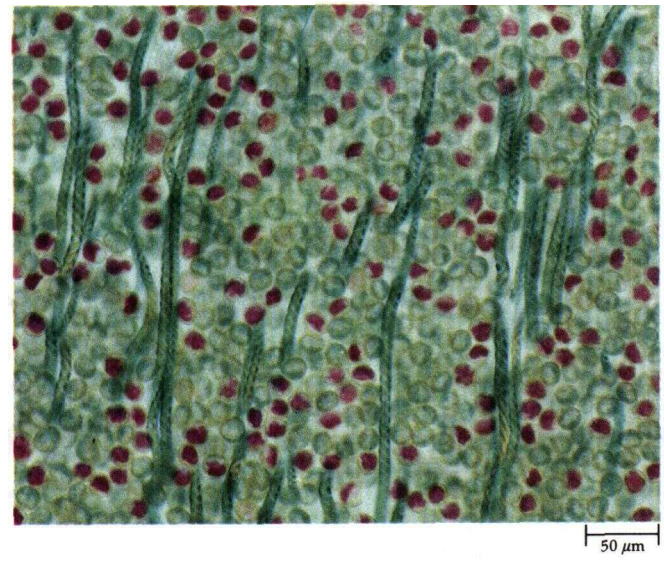
possam formar tapetes largos em ambientes favoráveis — freqüentemente úmidos, nos solos ou nas rochas sombreadas, troncos de árvores ou ramos; poucas espécies de hepáticas crescem na água. O nome "fígado" data do século nove, quandose pensava que, pelo fato de o contorno do gametófito em alguns gêneros ter a forma de um fígado, essas plantas poderiam ser usadas no tratamento de doenças hepáticas. De acordo com a "*Doctrine of Signatures*" medieval, a aparência externa de um corpo assinalava a posse de propriedade especial. O sufixo anglo-saxônico "*-wort*" (originalmente *wyrt*) indica "erva" e aparece como parte de vários nomes de plantas na língua inglesa.

Pelo fato de não possuírem tecido condutor especializado, cutícula e estômatos, as hepáticas são as mais simples de todas as plantas vivas. Poucas hepáticas têm tecido condutor de água simples, cuja natureza poderia ser investigada em mais detalhes. Sem levar em conta a interpretação das células condutoras nas hepáticas, parece claro que os membros dessa divisão representam uma linha evolucionária distinta de todas as outras plantas, baseando-se no padrão singular de crescimento e desenvolvimento de seus gametófitos e esporófitos.

Como em outros grupos de plantas primitivas, o anterozóide de hepáticas freqüentemente nada para as vizinhanças do arquegônio através de uma película contínua de água. Seguindo a fecunda-

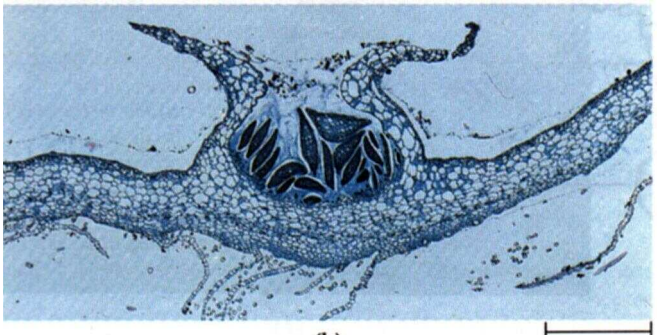


15.7
Um esporófito quase maduro de Marchantia. *Observe os elatérios — estrutura helicoidal, filamentosa, que ajuda na dispersão dos esporos — dentro da cápsula na qual os esporos estão enfileirados.*



15.8
Esporos maduros (esferas avermelhadas) e elatérios (filamentos verdes) da cápsula de Marchantia.

(a)



(b) 0,5 mm

15.9
(a) *Gametófitos de* Marchantia, *com conceptáculos contendo gemas. As gemas são liberadas pela água da chuva e podem desenvolver novos gametófitos, cada um geneticamente idêntico à planta parental de que foi derivado pela mitose.* (b) *Secção longitudinal do conceptáculo com gemas.*

ção, os zigotos desenvolvem-se em esporófitos, geralmente menos complexos que nos musgos. Os esporângios, ou cápsulas, exibem diversos mecanismos para a liberação dos esporos (ver Liberação de Esporos em Hepáticas, adiante, neste capítulo).

A maioria dos gametófitos de hepáticas desenvolve-se diretamente dos esporos, mas alguns gêneros formam um filamento de primeiras células, das quais desenvolvem gametófitos maduros. Em alguns grupos de hepáticas, os gametófitos são **talos** dorsiventrais achatados: (**talo** é um termo tradicionalmente usado para diferenciar o corpo da planta). Os gametófitos de hepáticas talosas crescem de um meristema apical. Os gametófitos da maioria das hepáticas são folhosos. Eles crescem de uma célula apical simples que lembra uma pirâmide invertida com a base e os três lados. As células-filhas são divididas dos lados dessa célula simples. Os rizóides de hepáticas são células simples (unicelulares), diferentes daquelas de musgos, que são pluricelulares.

HEPÁTICAS TALOSAS

As hepáticas talosas são um grupo diverso de hepáticas não-folhosas. Elas podem ser encontradas em barrancos úmidos, sombreados, e em outros habitats apropriados, tais como estufas. Em alguns gêneros de hepáticas talosas, o talo tem várias células espessas — cerca de 30 junto da costa e aproximadamente 10 na porção mais delgada — e é abruptamente diferenciado em uma porção superior (dorsal) rica em clorofila e uma mais espessa, incolor, na porção mais inferior (ventral) (Fig. 15.4a). A superfície inferior traz dois tipos de rizóides, bem como fileiras de escamas. A superfície superior é dividida em regiões, cada uma marca o limite de uma câmara aerífera e tem um poro largo que guia essa câmara (Fig. 15.4b).

Uma das hepáticas mais familiares é *Marchantia*, gênero terrestre cosmopolita que cresce em solos e rochas úmidas (ver Fig. 15.6). Seus gametófitos, com ramificações dicotômicas, têm geralmente um a poucos centímetros de comprimento; seus gametângios são restritos a estruturas especializadas chamadas **gametóforos**. Os gametófitos de *Marchantia* são monóicos, e os gametófitos masculino e feminino podem ser facilmente identificados pelas estruturas que carregam. Os anterídios nascem nas hastes com cabeça em forma de disco chamadas **anteridióforos**, enquanto os arquegônios nascem nas hastes com cabeça em forma de guarda-chuva chamadas **arquegonióforos** (Fig. 15.6). O ciclo de vida de *Marchantia* é ilustrado na Fig. 15.5. Nesse gênero, a geração esporofítica consiste em um pé, uma seta curta, ou haste, e uma cápsula, ou esporogônio (Fig. 15.7). Além dos esporos, o esporogônio maduro contém células alongadas chamadas **elatérios**, que têm arranjo helicoidal higroscópico (absorve umidade) nas paredes espessadas (Figs. 15.7 e 15.8; ver também Dispersão de Esporos em Hepáticas, adiante, neste capítulo). As paredes dessas células são sensíveis a leves mudanças na umidade, e após a deiscência da cápsula em segmentos semelhantes a pétalas, as paredes das células passam por uma torção que ajuda na dispersão dos esporos.

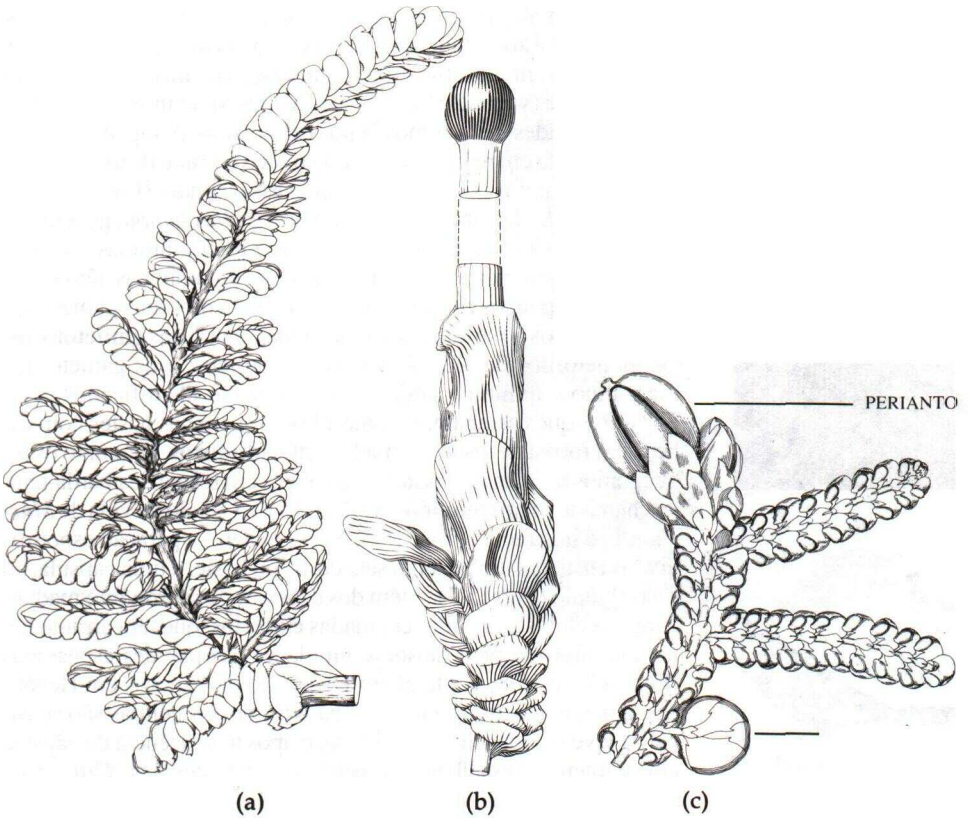
A fragmentação é a principal característica da reprodução assexuada em hepáticas. Outra característica comum de reprodução assexuada nas hepáticas e musgos é a produção de **gemas** — corpos multicelulares que dão origem a um novo gametófito. Em *Marchantia*, as gemas são produzidas em estruturas especiais em forma de cálice — chamadas conceptáculos — localizados na superfície dorsal do gametófito (Fig. 15.9). As gemas são dispersas, primariamente, pelos respingos de chuva.

HEPÁTICAS FOLHOSAS

As hepáticas folhosas são um grupo diverso que inclui mais de 4.000 das 6.000 espécies da divisão Hepatophyta (Fig. 15.10). As hepáticas folhosas são especialmente abundantes nos trópicos e subtrópicos, em regiões de cachoeiras ou alta umidade (Fig. 15.11), mas são também bem representadas em regiões temperadas. As plantas são geralmente bem ramificadas e formam pequenos emaranhados.

Os filídios de hepáticas, como os de musgos, geralmente consistem em uma simples camada de células não diferenciadas. Os filídios de vários gêneros são arrumados em duas fileiras, com uma terceira fileira de filídios reduzidos ao longo da superfície inferior do gametófito. (Em musgos, os filídios são geralmente iguais e arrumados espiraladamente ao redor do caulídio; ao contrário das hepáticas, os musgos possuem uma costa espessada.) Os filídios de hepáticas são freqüentemente bilobados, e cada lobo cresce a partir de dois pontos apicais distintos. Em *Frullania*, a hepática comum que cresce em casca de árvore, os filídios possuem um lobo dorsal largo e um pequeno lobo ventral, em forma de capacete ou saco (Fig. 15.10c).

Nas hepáticas folhosas, os anterídios formam uma protuberância em forma de pacote, o **androécio**, que se desenvolve na porção inferior do filídio modificado. O desenvolvimento do esporófito, bem como o arquegônio, é caracteristicamente rodeado pela bainha tubular, o **perianto** (Fig. 15.10c).



15.10
Hepáticas folhosas. (a) Clasmatocolea puccionana, *mostrando o arranjo característico dos filídios.* (b) *O ápice do caulídio de* C. humilis. *A cápsula e a seta longa do esporófito são visíveis.* (c) *Uma porção do caulídio de* Frullania, *mostrando o arranjo característico de seus filídios. Os anterídios são contidos dentro do androécio. O arquegônio e esporófito em desenvolvimento estão contidos no perianto.*

Os Antóceros: Divisão Anthocerotophyta

Antóceros constituem uma pequena divisão de plantas que podem estar mais relacionadas com algas verdes, tais como *Coleochaete* (ver Cap. 14) do que com qualquer outro grupo. Os membros do gênero *Anthoceros* são as mais familiares dos seis gêneros (tendo aproximadamente 100 espécies de antóceros). Os gametófitos de antóceros (Fig. 15.12a) superficialmente lembram aquelas hepáticas talosas, mas há vários caracteres que indicam uma relação distinta. Por exemplo, cada célula de antóceros geralmente tem apenas um grande cloroplasto, como em várias algas, enquanto que numerosos cloroplastos pequenos foram encontrados nas células de outras plantas. Cada cloroplasto contém um pirenóide, fazendo lembrar algas verdes mesmo mais notáveis. Esses caracteres podem levar a acreditar que os antóceros tiveram uma origem evolucionária separada das outras plantas, mas a presença de estômatos, que aparentemente permanecem abertos durante mais tempo no desenvolvimento dos organismos, é uma característica que os antóceros dividem com todas as outras plantas, exceto as hepáticas.

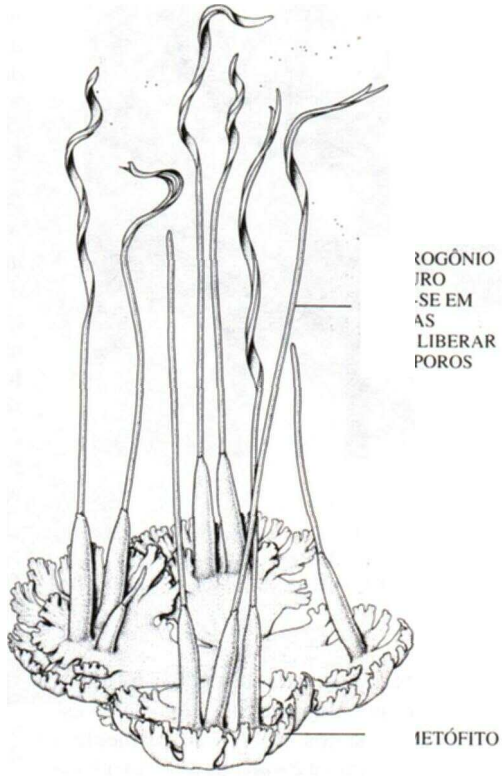
15.11
Uma hepática folhosa crescendo na folha de uma árvore sempre-viva na floresta chuvosa do Baixo Amazonas, perto de Manaus. (N. do T.: É um musgo do gênero Crossomitrium crescendo sobre uma folha de árvore.)

Os gametófitos de antóceros apresentam um forte achatamento dorsiventral; eles têm freqüentemente forma de roseta e cerca de 1 a 2 centímetros em seção transversal. Os indivíduos de *Anthoceros* têm cavidade interna com mucilagem, ao invés de ar, como nos gametófitos de hepáticas talosas. Essas cavidades mucilaginosas são freqüentemente habitadas pelas cianobactérias do gênero *Nostoc*, que fixam nitrogênio e o fornecem para sua planta hospedeira.

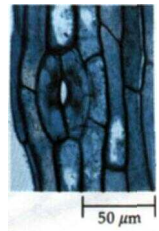
Os gametófitos de algumas espécies de *Anthoceros* são monóicos; outros são dióicos. Os anterídios e arquegônios são encontrados na superfície dorsal do gametófito, com o anterídio incrustado em câmaras. Numerosos esporófitos podem desenvolver-se sobre o mesmo gametófito.

O esporófito de *Anthoceros*, que é uma estrutura ereta alongada, consiste em um pé e uma cápsula cilíndrica longa (Figs. 15.12b e 15.13b). No início do seu desenvolvimento, o meristema, ou zona de atividade de divisão celular, desenvolve-se entre o pé e a cápsula; esse meristema atua como condição favorável para o crescimento. Como resultado, o esporófito continua a elongação por um período

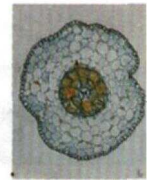
(a)



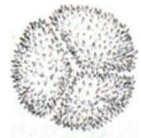
(b)



(c)

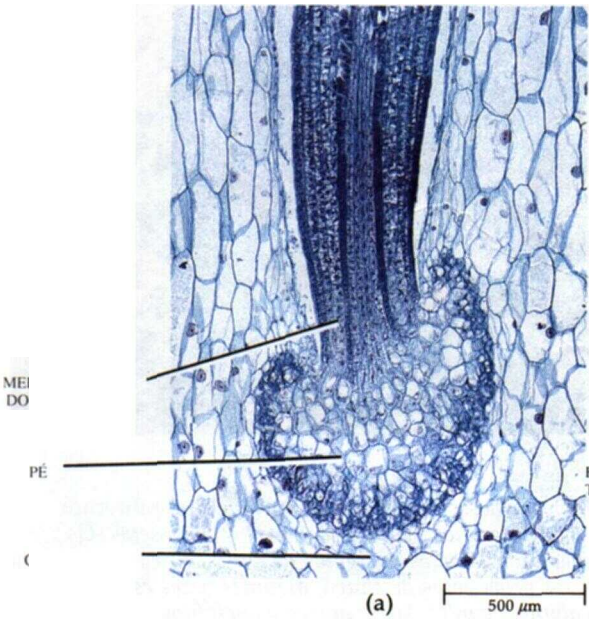


(d)

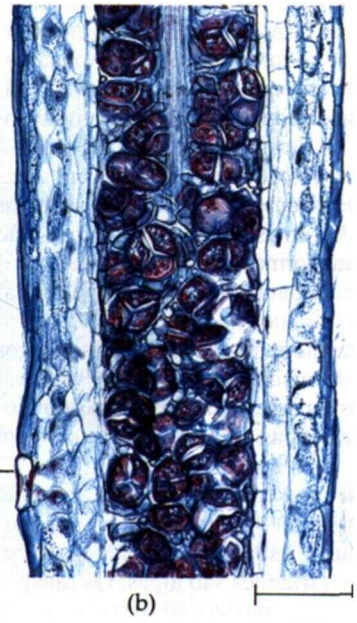


(e)

15.12
Anthoceros. (a) *Um gametófito com esporófitos.* (b) *Quando maduro, o esporogônio se fende e os esporos são liberados.* (c) *Um estômato; estômatos são abundantes nos esporófitos de antóceros, que são verdes e fotossintetizantes.* (d) *Esporos em desenvolvimento e* (e) *esporos maduros.*



(a)



(b)

15.13
Anthoceros. (a) *Secção longitudinal do esporófito, mostrando seu pé envolvido no tecido do gametófito.* (b) *Secção longitudinal de uma cápsula mostrando tétrades de esporos com pseudo-elatérios entre eles. A columela na parte central superior da cápsula consiste em tecido que pode funcionar na condução.*

15.14
Protonemas de um musgo com estrutura de botão. Protonemas são os primeiros estágios de geração gametofítica de musgos e algumas hepáticas. Eles lembram filamentos de algas verdes.

prolongado. Ele é verde, tendo várias camadas de células fotossintetizantes. Ele é também coberto por uma cutícula e apresenta estômatos (Fig. 15.12c). A maturação dos esporos e finalmente a deiscência da cápsula começam no ápice e vão em direção à base na medida em que os esporos amadurecem (Fig. 15.12b). Entre os esporos encontram-se estruturas estéreis alongadas (pseudo-elatérios), freqüentemente multicelulares, que lembram os elatérios de hepáticas (Fig. 15.13b). A deiscência da cápsula se faz longitudinalmente em duas valvas.

Os Musgos: Divisão Bryophyta

Os musgos constituem um grupo diverso de cerca de 9.500 espécies de pequenas plantas. Eles são freqüentemente abundantes em áreas relativamente úmidas onde uma variedade de espécies e grande número de indivíduos podem ser encontrados (Fig. 15.1). Essas plantas algumas vezes são dominantes na terra, por exclusão de outras plantas, sobre grandes áreas de norte a sul, bem como sobre escarpa rochosa, sobre troncos de árvores nas regiões montanhosas. Um número significativo de espécies de musgo é mesmo capaz de resistir a longos períodos de temperaturas frias no continente antártico. Como os liquens, os musgos são muito sensíveis à poluição do ar, especialmente ao dióxido de enxofre, e em áreas altamente poluídas estão geralmente ausentes ou são representados por somente poucas espécies. Algumas espécies de musgos são encontradas nos desertos e alguns formam extensos tapetes secos sobre rochas expostas, onde a temperatura pode ser muito alta. Vários musgos podem estar vivos por anos na condição seca, reiniciando o crescimento imediatamente se molhados; outros musgos são aquáticos e morrem dentro de um dia ou pouco mais se deixados em condição seca. Algumas espécies são encontradas no litoral, nas rochas respingadas pelas ondas do mar, embora nenhum seja verdadeiramente marinho.

Vários grupos de organismos contêm membros que são chamados comumente de "musgos" — musgo-de-rena são liquens, musgos associados e musgo espanhol são plantas vasculares, e musgo marinho e musgo irlandês são algas. Os musgos verdadeiros, entretanto, são membros da divisão Bryophyta, que consiste em três classes: Bryidae (os musgos verdadeiros), Sphagnidae (os musgos de turfeira) e Andreaeidae (os musgos de granito). Esses grupos são muito distintos dos outros, diferindo em vários caracteres importantes.

OS MUSGOS VERDADEIROS: CLASSE BRYIDAE (BRYOPSIDA)

Os gametófitos de todos os musgos são representados por duas fases distintas: o **protonema** (da palavra grega *protos*, primeiro, e *nema*, fio), que se origina diretamente de um esporo germinativo, e o **gametófito folhoso**. Nos musgos verdadeiros, as células do protonema ocorrem em uma camada simples, e a ramificação do filamento lembra alga verde filamentosa (Fig. 15.14). Os gametófitos folhosos desenvolvem-se de uma estrutura globosa muito pequena sobre os protonemas. Em poucos gêneros de musgos o protonema é persistente e assume o papel fotossintetizante, enquanto que botões folhosos do gametófito são pequenos. Os protonemas que são característicos de todos os musgos são também encontrados em algumas hepáticas, mas não em antóceros.

Nos musgos verdadeiros, o gametófito é folhoso e geralmente ereto, enquanto o achatamento dorsiventral é encontrado em hepáticas folhosas. Eles crescem de uma célula apical inicial que lembra uma pirâmide invertida de três lados, similar à das hepáticas folhosas. Embora as três fileiras de filídios sejam produzidas inicialmente, o subseqüente enrolamento do eixo resulta em deslocamento dessas fileiras, dando a aparência de um arranjo espiralado. Em alguns gêneros (*Fontinalis*, musgo aquático, por exemplo) a origem das condições de três fileiras de filídios é ainda óbvia nos gametófitos adultos.

Os gametófitos de musgo, que exibem vários graus de complexidade, variam de 0,5 mm a 50 centímetros ou mais de comprimento. Todos têm rizóide multicelular e os filídios têm normalmente uma célula de espessura, exceto na costa (que é ausente em alguns gêneros). Em vários musgos, o caulídio dos gametófitos e esporófitos têm um filamento central de células condutoras de água conhecidas como **hidróides**. Os hidróides são células alongadas com paredes inclinadas delgadas e altamente permeáveis à água, fazendo-o preferencialmente o caminho de água e solutos. Eles lem-

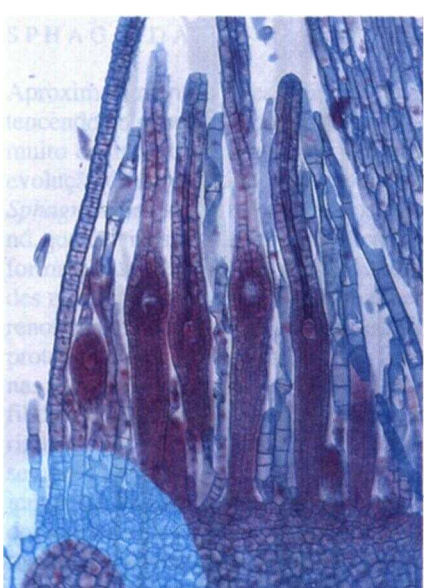
15.15
Os gametófitos folhosos masculinos de Polytrichum piliferum *mostrando os anterídios maduros agrupados em rosetas. Os anterozóides são liberados nas gotas de água dentro dessa roseta e dispersados pelas gotas de chuva, algumas vezes estendendo-se aos arquegônios vizinhos sobre outros gametófitos.*

(a)

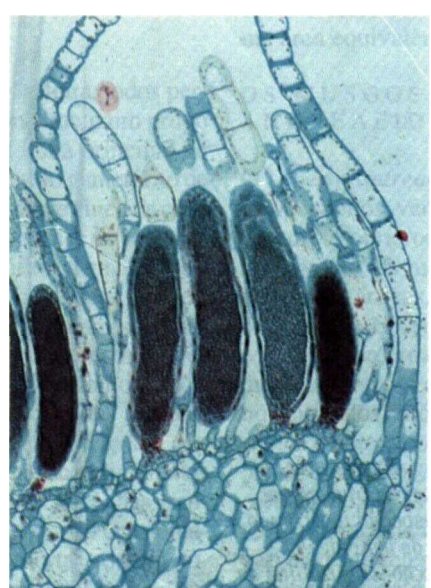
(b)

15.16
As duas formas comuns de crescimento foram encontradas nos gametófitos de diferentes gêneros de musgos. (a) *Forma de almofada, em que os gametófitos são eretos e têm pouca ramificação, mostrando aqui um* Polytrichum juniperinum. *Cápsulas com esporos em longas e delgadas setas — esporófitos — que podem estar acima dos gametófitos.* (b) *Forma pinada, com gametófitos rasteiros, foscos, mostrados aqui em* Thuidium delicatulum.

bram os elementos traqueais de plantas vasculares pela ausência de protoplasto vivo; conseqüentemente, os hidróides são vazios quando adultos. Diferente dos elementos traqueais, entretanto, os hidróides especializados não possuem paredes espessadas (ver Cap. 21). Em alguns gêneros de musgo, os elementos crivados (células condutoras de alimento, também conhecidas como **leptóides**) ficam ao redor dos hidróides. Os elementos crivados, como hidróides, são células alongadas. Ao contrário dos hidróides, os elementos crivados têm cloroplastos vivos quando maduros. Em geral, os elementos crivados maduros de musgos lembram aqueles de plantas vasculares sem sementes; ambos têm degeneração nucléica e inclinam as paredes com pequenos poros. Provavelmente as células condutoras de água e alimento dos musgos e plantas vasculares tiveram origem comum, com base na sua similaridade em estrutura e função.



(a) 200 μm



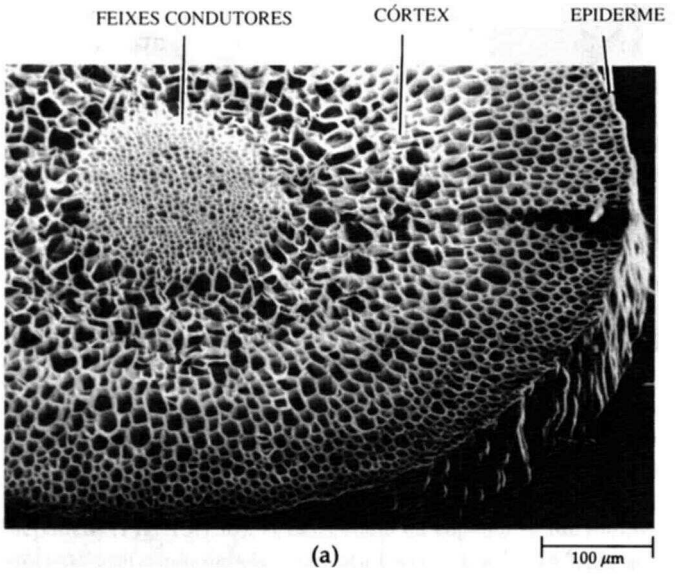
(b) 200 μm

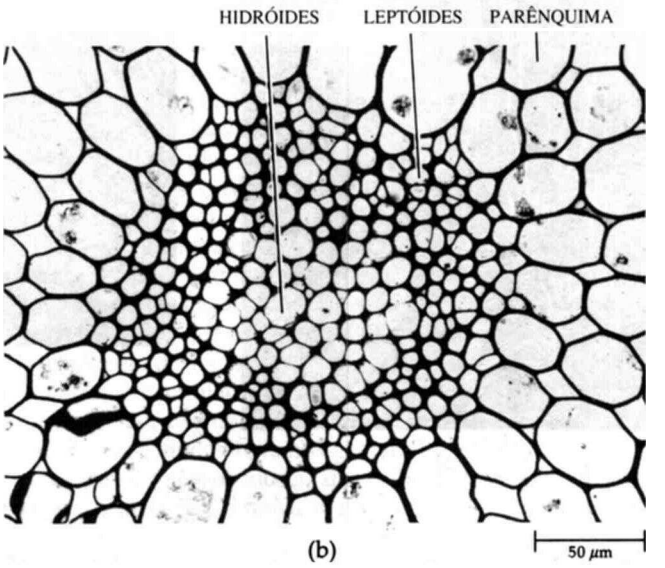
15.17
Gametângios de Mnium, *um musgo.* (a) *Secção longitudinal da bolsa arquegonial mostrando na mancha rósea do arquegônio rodeado pelas estruturas estéreis chamadas paráfises.* (b) *Secção longitudinal da bolsa anteridial mostrando anterídios rodeados pelas paráfises.*

Em musgos, os anterídios são freqüentemente protegidos dentro das estruturas folhosas chamadas "rosetas" (Fig. 15.15). Os anterozóides de vários anterídios são descarregados numa gota de água dentro de tais rosetas e largamente dispersados como resultado da ação de gotas de chuva caindo na roseta. Insetos podem também carregar as gotas de água rica em anterozóides de planta a planta. Visto que o anterozóide pode ser dispersado a grandes distâncias nesses caminhos, gametófitos femininos isolados freqüentemente formam esporófitos em abundância.

Dois padrões de crescimento são comuns entre os gametófitos de musgos (Fig. 15.16). No primeiro, a almofada, os gametófitos são eretos e pouco ramificados, geralmente os esporófitos terminais. No segundo, os gametófitos são muito ramificados e pinados, e as plantas são rastejantes; os esporófitos saem lateralmente. Esse segundo tipo de crescimento é encontrado, por exemplo, naqueles musgos que pendem em tufos dos ramos de árvores em regiões úmidas.

Com a maturação, os gametângios são protegidos pelos gametófitos folhosos, cada um no ápice do caulídio principal ou nos caulídios laterais. Em alguns gêneros os gametófitos são ~~monoicos~~ DIOICOS (Fig. 15.17), mas em outros gêneros os arquegônios e anterídios são produzidos na mesma planta. (MONÓICOS)





15.18
Feixes condutores na seta de um esporófito de musgo Dawsonia superba. (a) *Organização geral da seta vista em secção transversal em eletromicrografia de varredura.* (b) *Secção transversal mostrando a coluna central de hidróides rodeadas pela bainha de leptóides (elemento crivado) e parênquima do córtex.* (c) *Secção longitudinal da porção central do feixe, mostrando (da esquerda para a direita) hidróides, leptóides e parênquima.*

Os esporófitos de musgos, que geralmente levam 6 a 18 meses para amadurecer em espécies temperadas, nascem sobre os gametófitos. As cápsulas ou esporogônios são geralmente elevadas por uma **seta,** ou haste, que pode alcançar 15 a 20 cen-tímetros de comprimento em poucas espécies; em alguns musgos a seta é completamente ausente. As setas de alguns musgos têm o feixe central de hidróides que em alguns gêneros é rodeado por elementos crivados (Fig. 15.18). Um curto pé na base da seta é embebido em tecido do gametófito, e a seta geralmente se alonga no início do desenvolvimento do esporófito. Estômatos estão normalmente presentes nos esporófitos de musgos; estômatos de alguns musgos, entretanto, consistem somente em uma célula simples em forma de grão de feijão, célula guia, que é uma estrutura muito diferente daquela encontrada em plantas vasculares.

Geralmente, as células dos esporófitos jovens e em maturação contêm cloroplastos e fazem fotossíntese. Quando o esporófito de musgo é maduro, então gradualmente perde essa habilidade fotossintetizante e muda a cor para amarelo, depois laranja e finalmente castanho. A caliptra, derivada do arquegônio, é comumente elevada com a cápsula, com o alongamento da seta. Antes da dispersão dos esporos, a caliptra protetora cai e a tampa ou **opérculo** da cápsula explode, mostrando um anel de dentes — o **peristômio** — cercando a abertura (ver Fig. 15.20). Os dentes do peristômio são formados pelo rompimento, ao longo de uma zona frágil, de uma camada de células perto do ápice da cápsula. Na maioria dos musgos, os dentes desenrolam lentamente quando o ar é relativamente seco e enrolam outra vez quando é úmido. Os movimentos dos dentes expõem os esporos, que são gradualmente liberados. O peristômio é uma característica da classe Bryidae e é ausente nas outras duas classes de musgos. Nos musgos, cada cápsula possui até 50 milhões de esporos haplóides, cada um capaz de dar origem a um novo gametófito. O ciclo de vida de um representante de musgo verdadeiro é mostrado na Fig. 15.19.

A reprodução assexuada nos musgos verdadeiros geralmente tem lugar pela fragmentação. Potencialmente alguma parte do gametófito é capaz de regeneração, incluindo as partes estéreis dos órgãos sexuais. Várias espécies produzem gemas, que são capazes de dar origem a novos gametófitos.

OS MUSGOS DE TURFEIRA: CLASSE SPHAGNIDAE

Aproximadamente 350 espécies de musgos de turfeira, todos pertencendo ao gênero *Sphagnum* (Fig. 15.21), constituem um grupo muito distinto, que claramente divergiram da linha principal de evolução de musgo há muito tempo. Os caulídios do gametófito de *Sphagnum* produzem tufos de ramos, freqüentemente cinco de cada nó, que são mais densamente ramificados perto do ápice do caulídio, formando um chumaço de ramos. Esses gametófitos formam grandes moitas verde-claro ou ocasionalmente avermelhadas, em terrenos pantanosos. Os gametófitos de *Sphagnum* originam-se de um protonema que é taloso em vez de filamentoso e formam botões nas margens dos quais se originam os gametófitos folhosos. Os filídios de *Sphagnum* não têm costa e as plantas adultas não têm rizóides. Nos lugares pantanosos onde crescem, *Sphagnum* são sempre túrgidos e eretos; são também densamente acondicionados juntos. Os filídios distintos desse gênero consistem em células grandes mortas rodeadas por uma fileira de células vivas, ou ocasionalmente avermelhadas (Fig. 15.21b). As células mortas contêm poros e espessamentos e crescem encharcadas com água; assim a capacidade de absorção de água dos musgos de turfeira é acima de 20 vezes o seu peso seco. Em comparação, o algodão absorve somente de 4 a 6 vezes o seu peso seco.

Pela sua superior capacidade de absorção, o musgo *Sphagnum* foi usado na Europa a partir de 1880 nas guerras como curativo para feridas e furúnculos; no entanto, os curativos de algodão têm sido usados com exclusividade para tais propósitos desde a Primeira Guerra Mundial, provavelmente pela sua aparência limpa. Na jardinagem mistura-se musgo de turfeira com o solo para aumentar a capacidade de absorção de água do solo e torná-lo mais ácido.

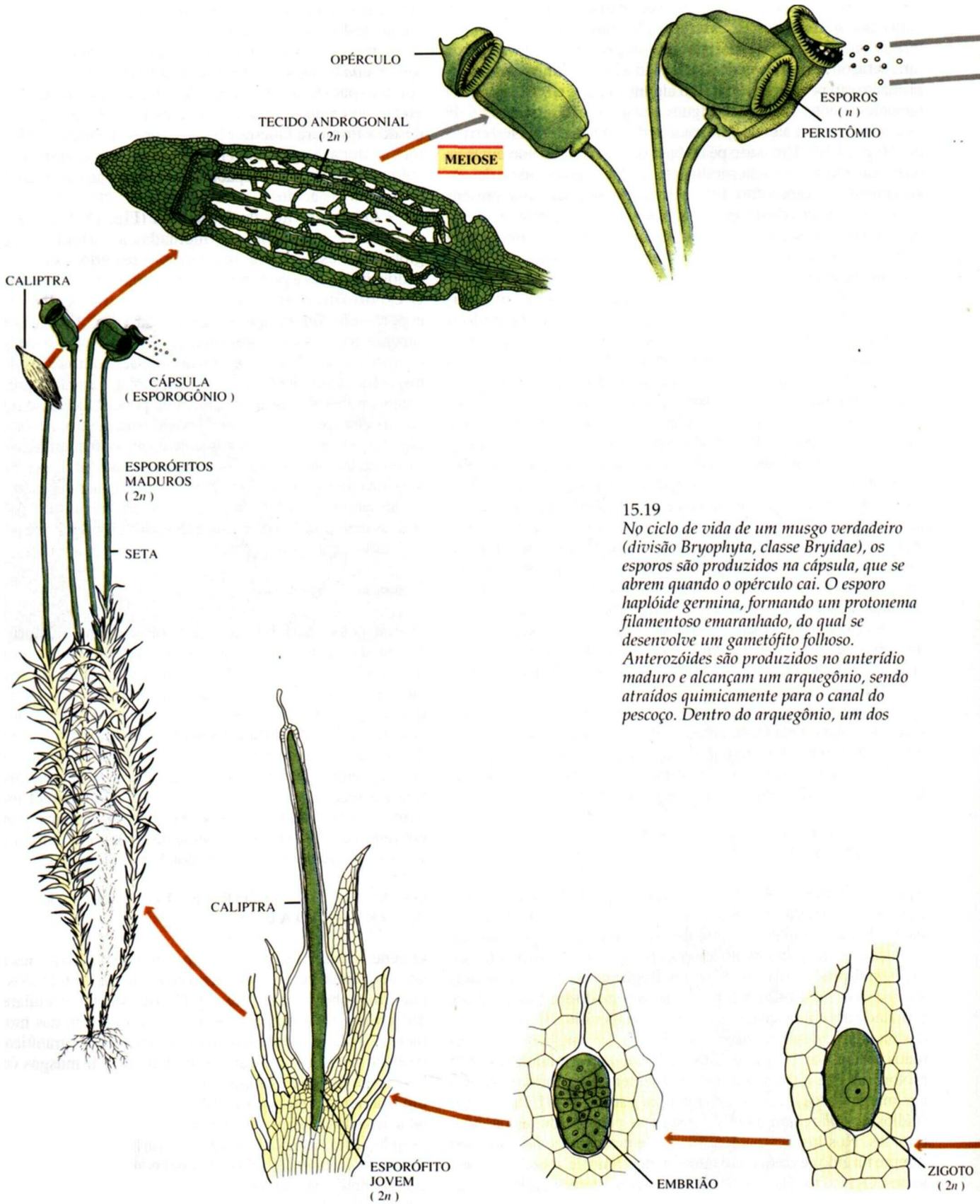
Os esporófitos de *Sphagnum* (Fig. 15.21a) são também distintos. As cápsulas avermelhadas a castanho-escuras são globosas e estão sobre uma haste, o **pseudopódio**, que é parte do gametófito e pode ter mais de 3 milímetros de comprimento. O esporófito tem uma seta muito curta. A dispersão dos esporos em *Sphagnum* é espetacular (Fig. 15.21c). Na parte superior da cápsula há um opérculo em forma de disco, separado do resto da cápsula por uma estria circular. Com as cápsulas maduras, seus tecidos internos encolhem e o ar é sugado, presumivelmente através de estômatos, que não podem fechar-se. Quando a parede da cápsula seca, o ar é levado para dentro. A contração da cápsula madura resulta no aumento da pressão interna e o opérculo é eventualmente soprado com um clique audível. Isto acontece em dias quentes e ensolarados. Quando o opérculo é soprado, o escape de gás carreia uma nuvem de esporos fora da cápsula. As características mais distintas da classe Sphagnidae são a falta de peristômio e a morfologia peculiar do gametófito.

Ecologia de *Sphagnum*

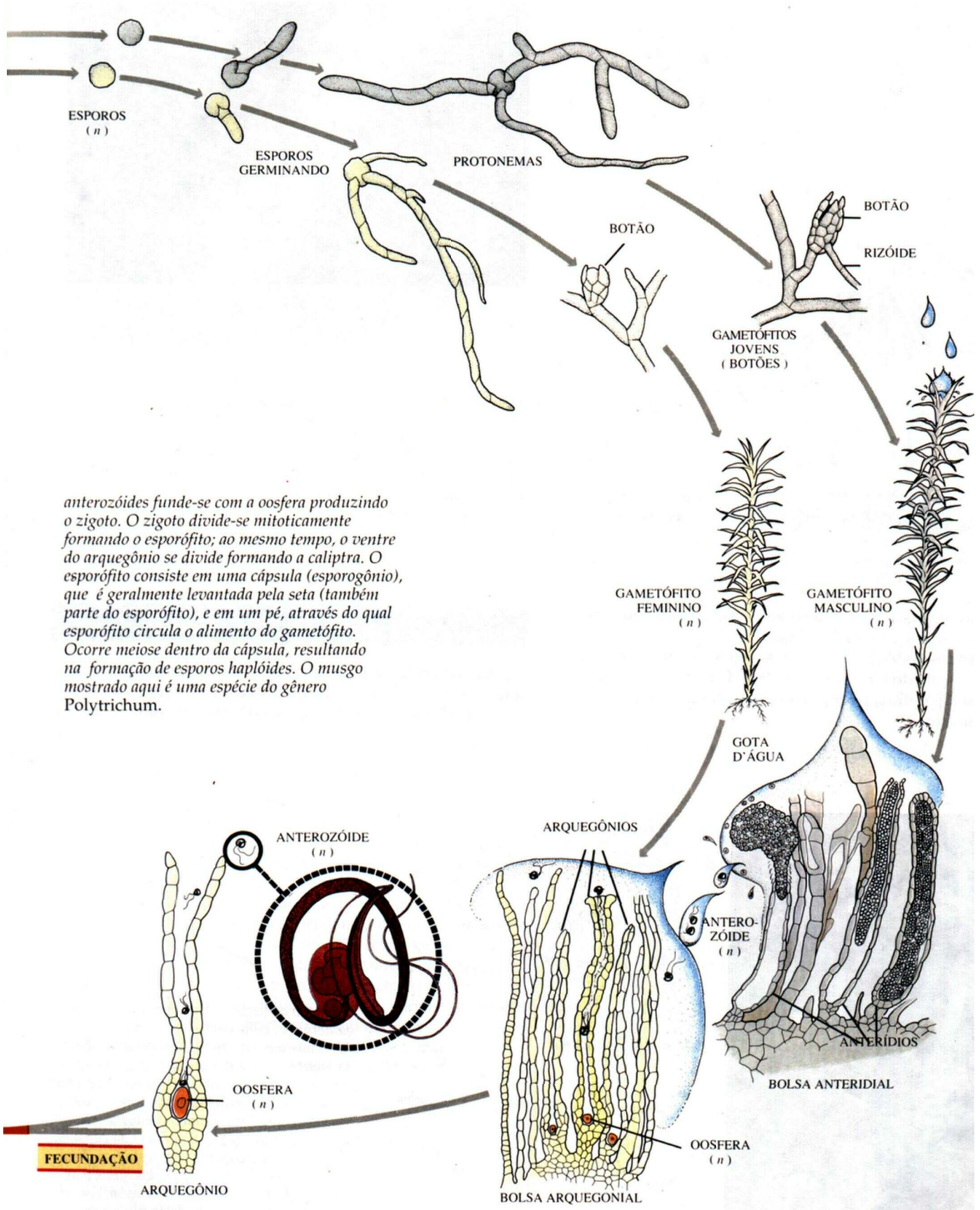
Os musgos de turfeira formam extensos pântanos turfosos que têm uma característica conspícua nas regiões frias e temperadas no mundo. Os musgos contribuem para a acidez de seus ambientes pela troca do íon H^+; no centro dos pântanos o pH é freqüentemente menor que 4 — não muito usual para o meio ambiente natural. A turfeira é formada pelo acúmulo e compressão dos musgos, bem como de juncos, gramíneas e outras plantas que crescem entre eles. Na Irlanda e algumas regiões setentrionais, a turfeira seca é largamente usada como combustível industrial, bem como para aquecimento doméstico. As turfeiras pantanosas cobrem mais de 1% da superfície da terra no mundo, uma enorme área equivalente à metade dos Estados Unidos.

OS MUSGOS DE GRANITO: CLASSE ANDREAEIDAE

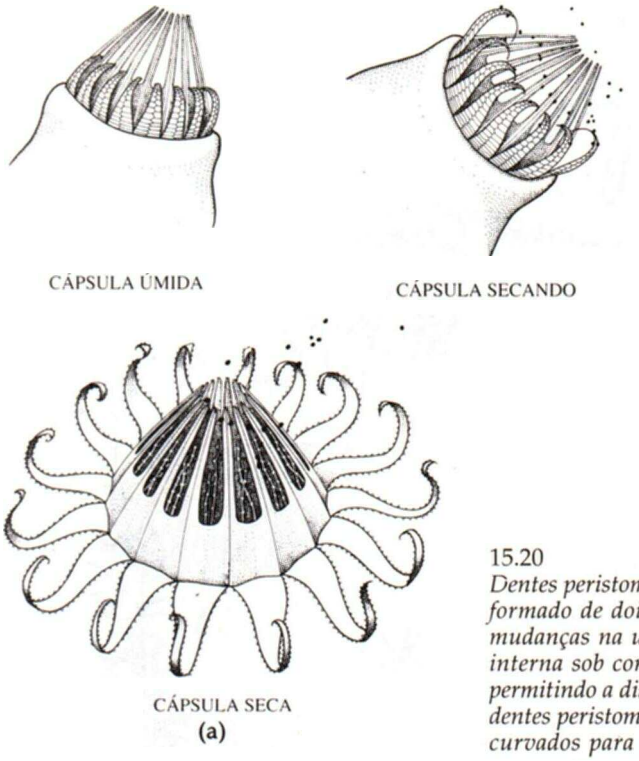
O gênero *Andreaea* consiste em cerca de 100 espécies de musgos pequenos, verde-escuros ou castanho-avermelhados escuros em tufos sobre rochas (Fig. 15.22), que são tão peculiares como *Sphagnum*. Os membros de *Andreaea* ocorrem nas montanhas ou regiões árticas, freqüentemente sobre rochas graníticas — daí o seu nome. Embora o gametófito lembre o de musgos verdadeiros, surge de uma estrutura espessa com vários lobos, e não de um filamento. O esporófito não tem a seta verdadeira e é elevado acima dos filídios sobre uma haste do tecido gametofítico ou pseudopódio, como em musgos de turfeira. As pequenas cápsulas de *Andreaea* são marcadas pelas quatro linhas verticais de células delicadas ao longo da cápsula fendida. A cápsula mantém-se intacta acima e abaixo da linha de deiscência. As quatro valvas resultantes são muito sensíveis à umidade do ar, abrindo muito quando ele está seco — os esporos são lançados longe pelo vento — e fechado quando está úmido. Esse mecanismo de des-

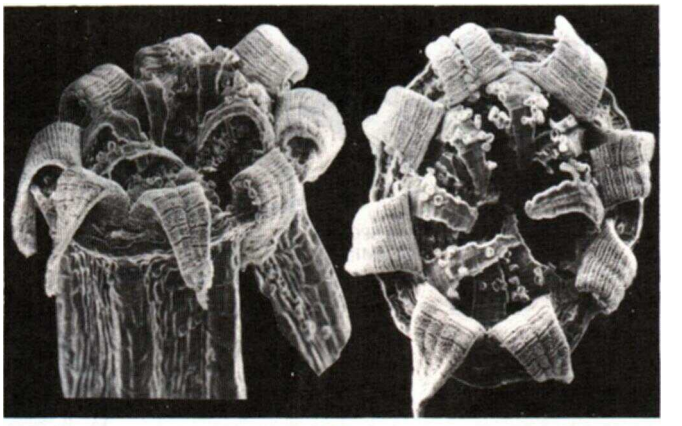


15.19
No ciclo de vida de um musgo verdadeiro (divisão Bryophyta, classe Bryidae), os esporos são produzidos na cápsula, que se abrem quando o opérculo cai. O esporo haplóide germina, formando um protonema filamentoso emaranhado, do qual se desenvolve um gametófito folhoso. Anterozóides são produzidos no anterídio maduro e alcançam um arquegônio, sendo atraídos quimicamente para o canal do pescoço. Dentro do arquegônio, um dos



anterozóides funde-se com a oosfera produzindo o zigoto. O zigoto divide-se mitoticamente formando o esporófito; ao mesmo tempo, o ventre do arquegônio se divide formando a caliptra. O esporófito consiste em uma cápsula (esporogônio), que é geralmente levantada pela seta (também parte do esporófito), e em um pé, através do qual esporófito circula o alimento do gametófito. Ocorre meiose dentro da cápsula, resultando na formação de esporos haplóides. O musgo mostrado aqui é uma espécie do gênero Polytrichum.





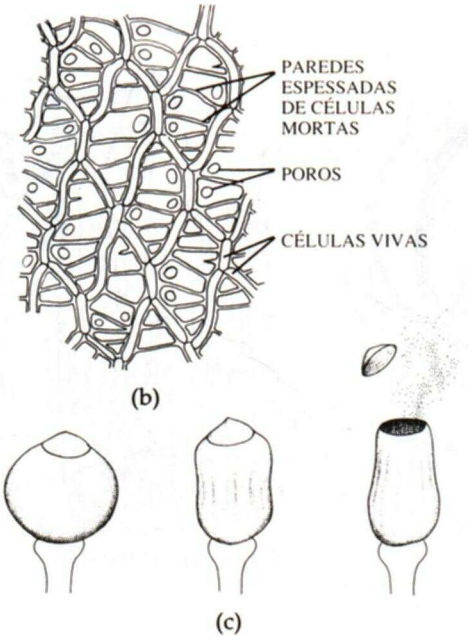
15.20
Dentes peristomiais em musgos verdadeiros. (a) Brachythecium *tem um peristômio formado de dois anéis de dentes, que se abrem para liberar os esporos em resposta a mudanças na umidade. A série externa dos dentes peristomiais entrelaçam-se com a série interna sob condições úmidas. Quando a cápsula seca, os dentes externos afastam-se, permitindo a dispersão dos esporos pelo vento.* (b) *Elétron-micrografia de varredura dos dentes peristomiais das duas cápsulas de* Orthotrichum, *mostrando os dentes internos curvados para o interior e os dentes externos curvados para fora em condições secas.*

carga dos esporos, pelas fendas na cápsula, é diferente daquele visto nos outros musgos (ver Fig. 15.22).

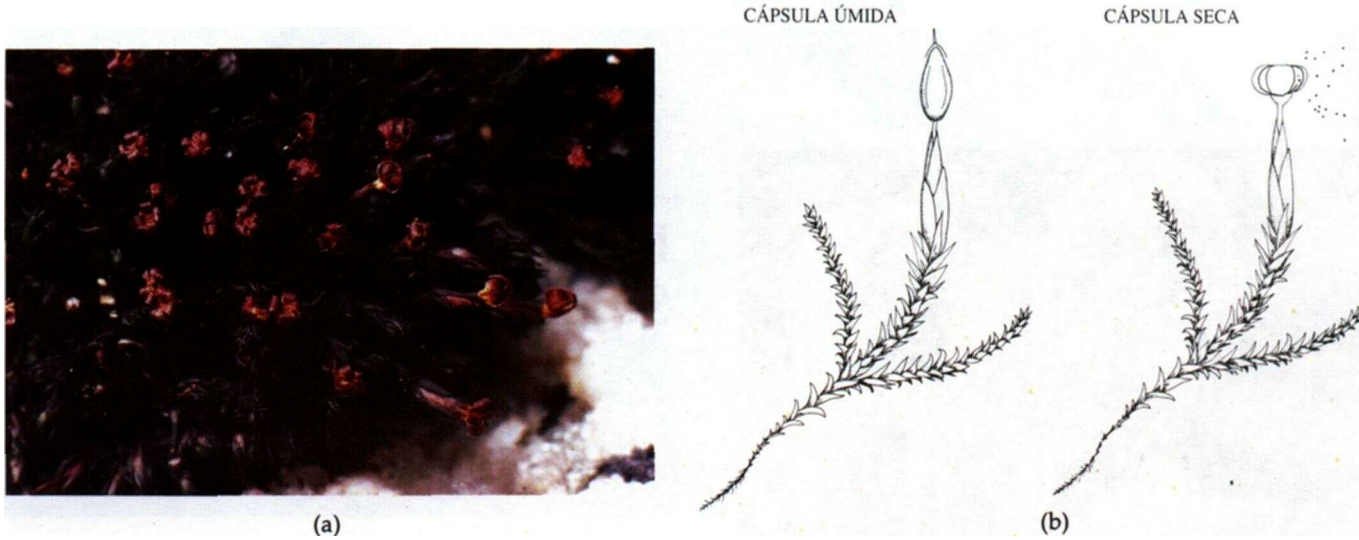
Andreaeobryum, um segundo gênero de musgos de granito, foi descoberto no Alasca em 1976. Este difere de *Andreaea* pelo seu esporófito, que tem a seta verdadeira e sua cápsula com fenda no ápice.

Resumo

As plantas parecem ter sido derivadas de uma Charophycea (alga verde), assim os dois grupos contribuem com vários caracteres: clorofila *a* como o principal pigmento fotossintetizante, com clo-



15.21
O musgo de turfeira, Sphagnum. (a) *Um gametófito, com vários esporófitos. Algumas das cápsulas, tais como as duas da frente e à esquerda, já liberaram seus esporos.* (b) *A estrutura do filídio. A interna, consistindo em células grandes, mortas, é rodeada por células pequenas e vivas, ricas em cloroplastos.* (c) *A deiscência da cápsula. À medida que a cápsula seca, esta fica cheia de ar. Os estômatos, através dos quais o ar entra, fecham o processo de secagem; com o encolhimento, a pressão do ar dentro da cápsula pressiona o opérculo, liberando uma nuvem de esporos.*



15.22
(a) Andreaea rothii *crescendo na rocha granítica no Devon, Inglaterra.* (b) *A cápsula de* Andreaea *contrai-se e fende-se com sua secagem, permitindo a liberação dos esporos sob condições secas.*

rofila *b* e carotenóides como pigmentos acessórios; amidos depositados nos cloroplastos; paredes celulares celulósicas; e divisão celular pela formação de fragmoplasto e placa celular. Do mesmo ancestral de plantas — que mostravam uma alternância de gerações heteromórficas, formavam embriões e tinham gametângio multicelular — várias linhas evolucionárias derivaram.

As briófitas consistem em três divisões de estrutura muito simples, plantas pequenas em que os gametófitos são sempre independentes nutricionalmente dos esporófitos, enquanto que os esporófitos são permanentemente ligados aos gametófitos e variam na sua dependência. Assim o gametófito é a geração dominante. Os órgãos sexuais masculinos, anterídios, e femininos, arquegônios, têm camada externa estéril. Cada arquegônio contém uma oosfera. Numerosos anterozóides são produzidos em cada anterídio; o anterozóide é livre-natante e biflagelado. O esporófito desenvolve-se dentro do arquegônio, mas cresce para fora nos musgos e antóceros, enquanto que se mantém permanentemente ligado. Nos musgos e algumas hepáticas o esporófito é diferenciado em um pé, uma seta e uma cápsula ou esporogônio. Os esporófitos de antóceros e musgos crescem mais ou menos independentes nutricionalmente do gametófito, enquanto que nas hepáticas geralmente mantêm completa dependência de seu gametófito.

Entre as briófitas, hepáticas (divisão Hepatophyta) também carecem de tecido condutor especializado (com algumas exceções) e estômatos; antóceros (divisão Anthocerotophyta) também carecem de tecido condutor especializado, mas têm estômatos; musgos (divisão Bryophyta) têm, pelo menos em alguns grupos, tecido condutor especializado e estômatos, permitindo manter a divisão das plantas. O tecido condutor de musgos, quando presente, consiste em hidróides, células condutoras de água e leptóides ou elementos crivados. Muitas outras estruturas e diferenças bioquímicas delimitam as diferenças entre essas três divisões. Por exemplo, os esporófitos de antóceros são os únicos que têm o meristema basal, que aumenta o tecido da cápsula acima de um período de um mês. Na germinação, os esporos de musgos produzem um gametófito filamentoso ou placa, conhecido como protonema, dando origem aos gametófitos folhosos. Os protonemas são encontrados em algumas hepáticas mas são ausentes em antóceros.

Sugestão para Leituras Adicionais

Conard, Henry S., and Paul L. Redfearn, Jr.: *How to Know the Mosses and Liverworts*, 2d ed., William C Brown Co., Dubuque, Iowa, 1979.*

Um bom guia para a identificação de algumas briófitas mais comuns. Inclui chave ilustrada e um excelente glossário.

Crum, Howard: *A Focus on Peatlands and Peat Bogs*, University of Michigan Press, Ann Arbor, 1988.

Um livro excepcional sobre turfeiras pantanosas e musgos e outros organismos que o formam.

Flowers, Seville: *Mosses: Utah and the West*, Brigham Young University Press, Provo, Utah, 1973.

Uma excelente referência sobre flora local com uma introdução excepcional cobrindo a morfologia e ecologia de musgos, métodos de coleta e preservação e alguns outros assuntos de interesse.

Paolillo, Dominick J.: "The Swimming Sperms of Land Plants," *BioScience* 31:367-373, 1981.

Um relato fascinante das similaridades e diferenças entre o anterozóide de diferentes grupos de plantas.

Richardson, D.H.S.: *The Biology of Mosses*, John Wiley & Sons, Inc., New York, 1981.*

Um livro bem escrito e ilustrado sobre musgos, cobrindo todo o aspecto do grupo.

Schofield, W.B.: *Introduction to Bryology*, Macmillan Publishing Company, New York, 1985.

Uma análise excepcional de todos os grupos de musgos, hepáticas e antóceros, incluindo capítulo geral sobre assuntos como a fisiologia, ecologia e geografia.

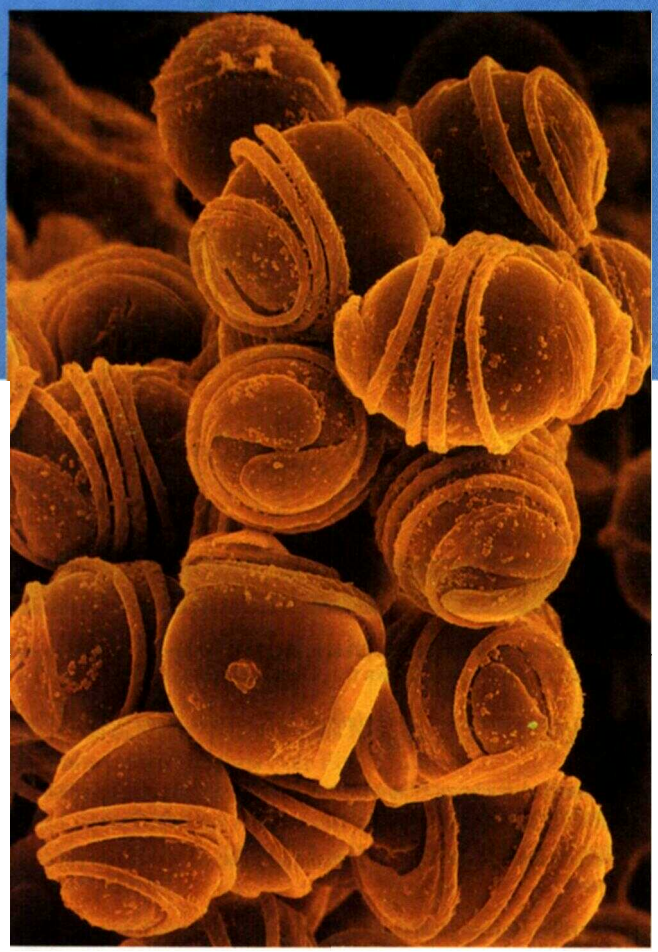
Smith, A.J.E. (ed.): *Bryophyte Ecology*, Chapman and Hall, New York, 1982.

Uma coleção excelente de artigos descrevendo pesquisas correntes sobre ecologia de briófitas.

*Disponível em brochura.

CAPÍTULO 16

Plantas Vasculares sem Sementes



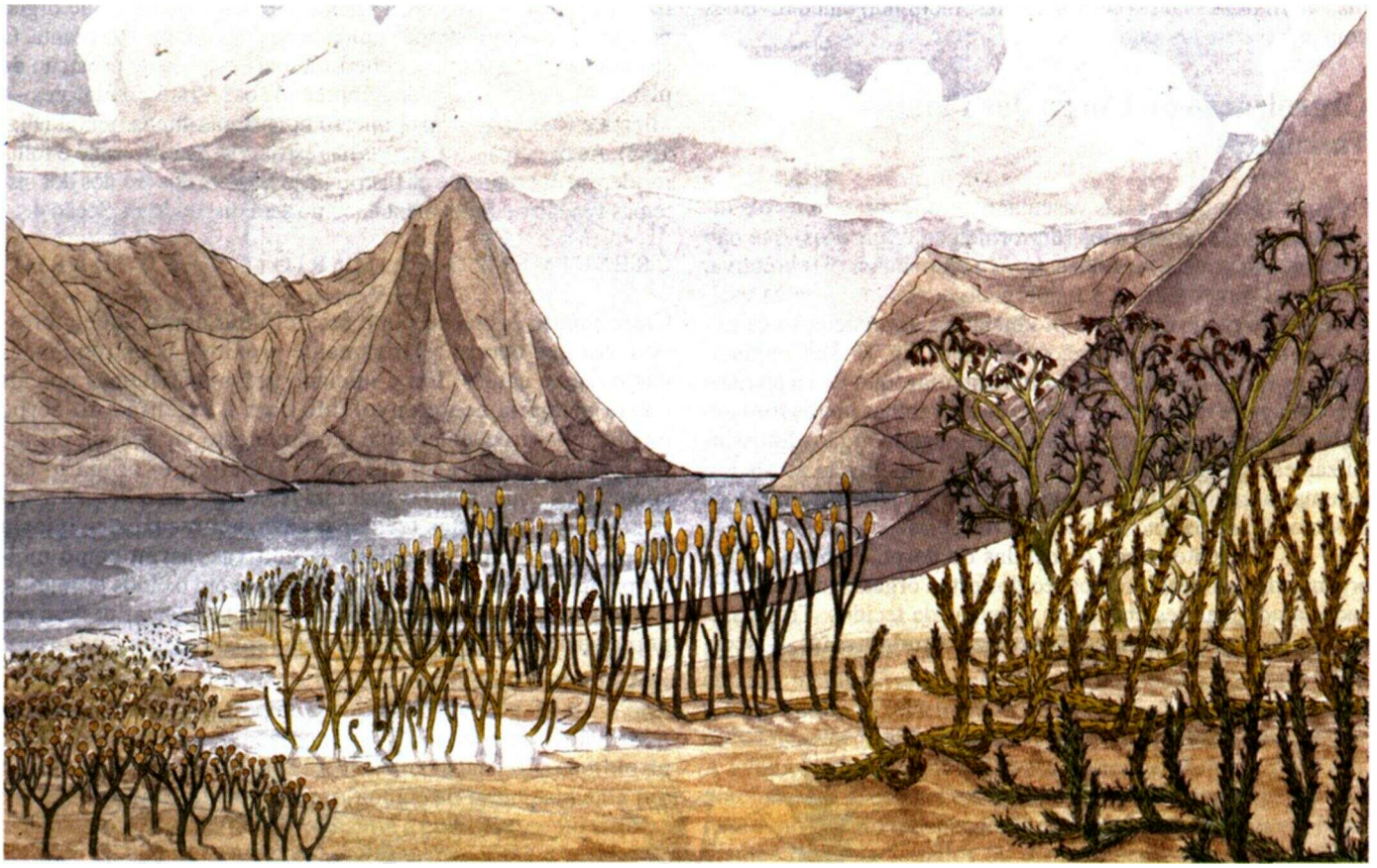
16.1
Esporos da cavalinha Equisetum arvense, *vistos em uma elétron-micrografia de varredura falsamente colorida. Os esporos de* Equisetum *se formam dentro de esporângios, que estão agrupados em estróbilos cônicos no ápice dos ramos férteis (Fig. 16.26). Os esporos mostrados aqui estão úmidos e firmemente envolvidos por fitas espessadas conhecidas por elatérios, que estão aderidas às paredes dos esporos. Quando os esporos secam, os elatérios desenrolam-se, ajudando a dispersar os esporos do esporângio.*

As plantas, como todos os seres vivos, possuem ancestrais aquáticos, e a história da evolução das plantas está inseparavelmente relacionada com a ocupação progressiva do ambiente terrestre. Neste capítulo, discutiremos primeiramente as características gerais da evolução das plantas vasculares — características ligadas à vida na terra — e então descreveremos as plantas vasculares sem sementes, aquelas com as características mais generalizadas. Este capítulo irá contar a história dos licopódios, cavalinhas, samambaias e outros grupos de plantas vasculares que retêm algumas das mais simples características que são próprias dos primeiros membros deste grande grupo de plantas.

A Evolução das Plantas Vasculares

Um dos eventos-chave na primeira invasão do ambiente terrestre pelas plantas foi o desenvolvimento de esporos com uma parede de proteção durável que lhes permitiu tolerar condições secas. Como resultado disso, os esporos puderam ser dispersados pela superfície da terra através do vento. Enquanto as plantas foram se tornando maiores, evoluíram estruturas que permitiam uma liberação e dispersão mais eficiente dos esporos (Fig. 16.1). Um outro avanço evolutivo importante que acompanhou este aumento de tamanho foi a origem da cutícula, com um esqueleto de cutina embebido por ceras, que atua como uma barreira primária à passagem da água. Os estômatos devem ter evoluído concomitantemente à evolução da cutícula para permitir a troca de gases necessária à fotossíntese e à respiração.

Relativamente cedo na história das plantas, a evolução de sistemas condutores eficientes, consistindo em xilema e floema, solucionaram o problema de condução de água e alimentos através da planta — um sério problema para qualquer organismo grande existente na terra. Muitos botânicos acreditam que a aquisição da habilidade de sintetizar lignina, que é incorporada às paredes das células de sustentação e de células condutoras de água, foi um passo fundamental para a evolução das plantas. As partes aéreas e subterrâneas das primeiras plantas diferenciavam pouco umas das outras, estruturalmente, mas definitivamente as plantas primitivas deram origem a plantas mais especializadas. Estas plantas consistiam



16.2
As plantas vasculares primitivas emergiram da água para colonizar a paisagem nua durante o Devoniano Inferior, cerca de 408 a 387 milhões de anos atrás. Aqui são mostrados, da esquerda para o centro, Cooksonia, Rhynia *e* Zosterophyllum, *todas desprovidas de folhas. Em torno do início do Devoniano Médio (387 a 374 milhões de anos atrás), uma comunidade mais diversificada de plantas evoluiu, com tipos de plantas maiores e mais complexas. Exemplos vistos aqui à direita, de trás para frente, são* Psilophyton, *uma* Trimerophyta *robusta;* Drepanophycus, *uma Lycophyta primitiva; e* Protolepidodendron, *uma Lycophyta. As folhas das Lycophyta eram microfilos. Todas estas plantas vasculares primitivas não tinham sementes.*

em raízes, que funcionavam na absorção e fixação, e em sistemas caulinares, que forneciam um sistema bem adaptado às necessidades da vida na terra — ou seja, a aquisição de energia da luz do sol, de dióxido de carbono da atmosfera, e de água. A diversidade morfológica das primeiras plantas era extensa; diferentes formas eram adaptadas à vida em diferentes ambientes terrestres, nos quais a eficiência da fotossíntese era maximizada pela diferenciação morfológica.

Enquanto as plantas primitivas foram se tornando progressivamente adaptadas à vida na Terra, suas gerações gametofíticas passaram por uma progressiva redução de tamanho e tornaram-se gradativamente mais protegidas e nutricionalmente dependentes do esporófito. Finalmente, em uma linha evolutiva surgiram as sementes. Sementes são estruturas que protegem o embrião do esporófito durante a sua dispersão e período de dormência, e depois nutre o esporófito durante o período de germinação e estabelecimento das plântulas como indivíduos independentes. Desta forma as plantas com semente são capazes de sobreviver a condições ambientais desfavoráveis.

Como discutido no Cap. 15, o ancestral comum das diferentes divisões de plantas foi provavelmente uma alga verde multicelular e relativamente complexa (Fig. 14.22), que invadiu a terra cerca de 450 milhões de anos atrás, no Período Ordoviciano, provavelmente como parte de uma relação endomicorrízica (Fig. 12.40). Uma alga semelhante a *Coleochaete* (Fig. 14.21) parece ser o melhor modelo vivo para este ancestral. Indivíduos de *Coleochaete* são haplóides com exceção do zigoto (eles apresentam meiose zigótica). Muitos botânicos atualmente acreditam na hipótese da geração esporofítica complexa, como existe nas plantas, ter evoluído independentemente da fase diplóide que é típica do ciclo de vida de muitas algas. As plantas vasculares estavam presentes no Período Siluriano (438 a 408 milhões de anos atrás); por exemplo, feixes bem preservados que são evidentemente tecido vascular foram encontrados em rochas da América do Norte de cerca de 430 milhões de anos atrás. As plantas vasculares se tornaram numerosas e diversificadas em torno do Período Devoniano (408 a 360 milhões de anos atrás; Fig. 16.2).

Devido a suas adaptações para existência na Terra, as plantas vasculares são dominantes nos habitats terrestres. Existem nove divisões com representantes atuais, incluindo cerca de 250.000 espécies viventes. Além disso, existem várias divisões que consistem inteiramente em plantas vasculares extintas. Neste capítulo, vamos descrever alguns dos avanços evolutivos das plantas vasculares e discutir sobre sete divisões de plantas vasculares sem sementes, três das quais extintas. Nos Caps. 17 a 19

discutiremos as plantas com sementes, incluindo cinco divisões com representantes atuais.

Organização do Corpo das Plantas Vasculares

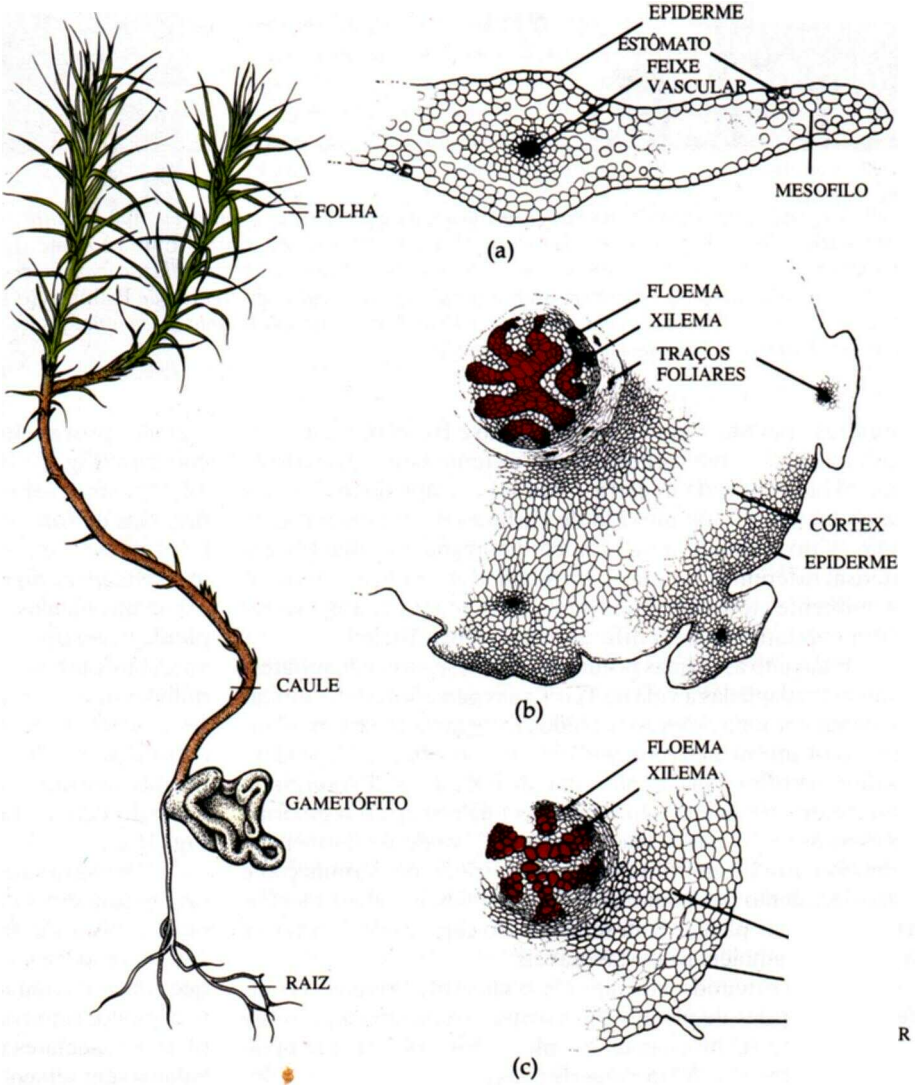
Os esporófitos das plantas vasculares primitivas eram eixos dicotomicamente ramificados (uniformemente furcados) que não apresentavam raízes ou folhas. Com a especialização evolutiva, diferenças morfológicas e fisiológicas surgiram entre as várias partes do corpo da planta, produzindo a diferenciação de raízes, caules e folhas — os órgãos da planta (Fig. 16.3). Conjuntamente as raízes formam o **sistema radicular,** que fixa a planta e absorve água e minerais do solo. O caule e folhas juntos formam o **sistema caulinar,** com os caules originando órgãos fotossintetizantes especializados — as folhas — em direção ao sol e o sistema vascular conduzindo água e minerais para as folhas, e os produtos finais da fotossíntese a partir delas.

Os diferentes tipos de células do corpo da planta estão organizados em tecidos, e os tecidos estão organizados em unidades ainda maiores chamadas sistemas de tecidos. Três sistemas de tecidos — **dérmico, vascular** e **fundamental** — ocorrem em todos os órgãos da planta; eles são contínuos de órgão para órgão e demonstram a unidade básica do corpo da planta. O sistema dérmico forma a cobertura mais externa de proteção da planta. O sistema vascular compreende os tecidos condutores — xilema e floema — e está imerso no sistema fundamental (Fig. 16.3). As principais diferenças nas estruturas da raiz, caule e folha residem primariamente na distribuição relativa dos tecidos dos sistemas vascular e fundamental, como será discutido na Seção 4.

CRESCIMENTO PRIMÁRIO E SECUNDÁRIO

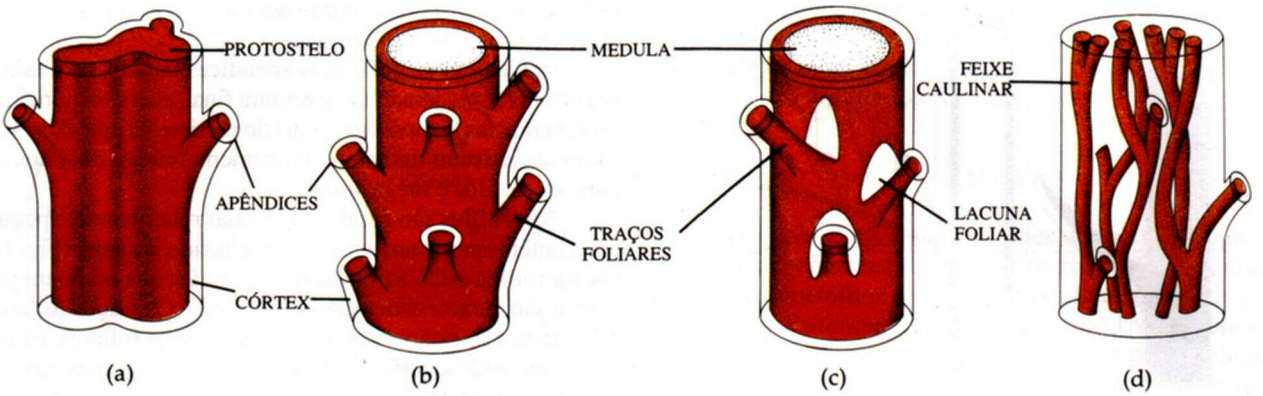
Crescimento primário pode ser definido como aquele crescimento que ocorre relativamente próximo às extremidades das raízes e caules. Ele é iniciado pelos meristemas apicais e está primariamente envolvido com a extensão do corpo da planta — freqüentemente o crescimento vertical da planta. Os tecidos que surgem durante o crescimento primário são conhecidos como **tecidos primários;** a parte do corpo da planta composto por estes tecidos é chamada o **corpo primário da planta.** Plantas vasculares primitivas, assim como muitas plantas atuais, consistem inteiramente em tecidos primários.

Além do crescimento primário, muitas plantas passam por um crescimento adicional que aumenta em espessura caule e raiz;



16.3
Diagrama de um esporófito jovem de Lycopodium clavatum, *que ainda está preso ao seu gametófito subterrâneo. Os tecidos de cada órgão são mostrados em seções transversais da* (a) *folha,* (b) *caule e* (c) *raiz. Em todos os três órgãos o sistema dérmico está representado pela epiderme e o sistema vascular pelo xilema e floema. O sistema fundamental na folha — em* Lycopodium, *um microfilo — está representado pelo mesofilo, e no caule e na raiz pelo córtex, que circunda um feixe de tecido vascular sólido, ou protostelo. A folha é especializada para a fotossíntese, o caule para sustentar as folhas e para condução e a raiz para absorção e fixação.*

R



16.4
(a) *Protostelo do qual divergem apêndices, os precursores evolutivos de folhas.* (b) *Sifonostelo sem lacunas foliares; os traços vasculares saindo para as folhas simplesmente divergem do cilindro sólido. Este tipo de sifonostelo é encontrado em* Selaginella, *entre outras plantas.* (c) *Sifonostelo com lacunas foliares, comumente encontrado nas plantas vasculares sem sementes.* (d) *Um eustelo. Sifonostelos e eustelos parecem ter evoluído independentemente a partir de protostelos.*

tal crescimento é denominado **crescimento secundário.** Ele é resultado da atividade de meristemas laterais, um dos quais, o **câmbio vascular,** produz os **tecidos vasculares secundários: xilema secundário** e **floema secundário** (ver Fig. 24.6). A produção do tecido vascular secundário é comumente suplementada pela atividade de um segundo meristema lateral, o **câmbio da casca,*** que forma a **periderme,** composto principalmente por tecido da casca. A periderme substitui a epiderme como sistema dérmico da planta. O tecido vascular secundário e a periderme constituem o **corpo secundário da planta.** O crescimento secundário surgiu no Período Devoniano Médio, cerca de 380 milhões de anos atrás, em vários grupos não relacionados de plantas vasculares.

ELEMENTOS TRAQUEAIS

Elementos crivados, as células condutoras do floema, têm paredes macias que freqüentemente colapsam depois que morrem, desta maneira raramente são preservadas como fósseis. Em contraste, os **elementos traqueais,** as células condutoras do xilema, possuem paredes rígidas, persistentes e são algumas vezes bem preservadas. Devido a seus vários padrões de paredes, elementos traqueais proporcionam indícios valiosos da inter-relação dos diferentes grupos de plantas vasculares.

Nas plantas vasculares fósseis dos períodos Siluriano e Devoniano, os elementos traqueais eram alongados com extremidades longamente afiladas. Tais elementos traqueais, chamados **traqueídes,** foram os primeiros tipos de células condutoras de água a surgir; eles são o único tipo de célula condutora de água na maioria das plantas vasculares que não são angiospermas. Traqueídes proporcionam não apenas canais para a passagem de água e sais minerais, mas também proporcionam sustentação para os caules. Células condutoras de água são rígidas principalmente devido à lignina de suas paredes. Esta rigidez tornou possível às plantas desenvolver um hábito ereto e eventualmente, para algumas delas, se tornarem árvores.

Traqueídes são mais primitivas (menos especializadas) que **elementos de vaso** — as principais células condutoras em angiospermas. Os elementos de vaso aparentemente evoluíram independentemente de traqueídes em vários grupos de plantas vasculares, incluindo angiospermas, as Gnetophyta (Cap. 17), muitas espécies não relacionadas de samambaias e certas espécies de *Selaginella* (uma Lycophyta) e *Equisetum* (uma Sphenophyta). A evolução de elementos de vaso nestes diferentes grupos proporciona um excelente exemplo de evolução convergente — o desenvolvimento independente de estruturas similares em organismos não relacionados ou distantemente relacionados (ver Evolução Convergente, no Cap. 23).

ESTELOS

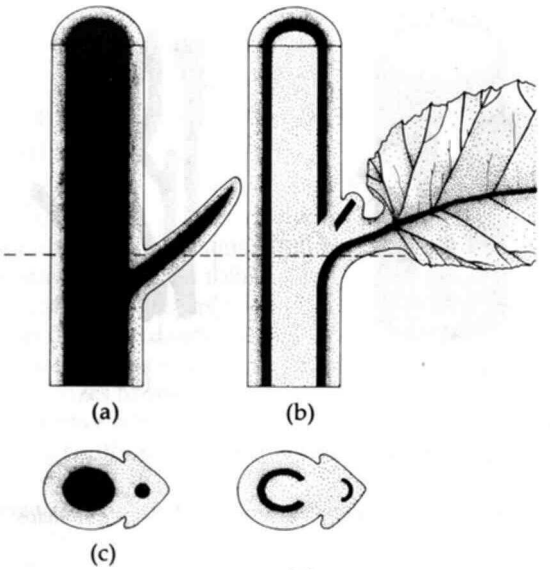
O tecido vascular primário — xilema primário e floema primário — e a medula, se presente, constituem o cilindro central, ou **estelo,** do caule e da raiz no corpo primário da planta. São reconhecidos vários tipos de estelos, entre eles o protostelo, o sifonostelo e o eustelo.

O **protostelo** — o mais primitivo tipo de estelo — consiste em um feixe sólido de tecido vascular no qual o floema ou circunda o xilema ou está difuso dentro dele (Figs. 16.3 e 16.4a). Ele é encontrado nos grupos extintos de plantas vasculares sem sementes discutidos abaixo, bem como em Psilotophyta e Lycophyta e nos caules jovens de alguns outros grupos atuais. Além disto, este é o tipo de estelo encontrado na maioria das raízes.

O **sifonostelo** é caracterizado por uma coluna central de tecido fundamental, a **medula,** que é circundada pelo tecido vascular (Fig. 16.4b). O floema pode se formar somente na parte externa do cilindro de xilema ou em ambos os lados. Nos sifonostelos de samambaias, a saída do feixe vascular a partir do caule em direção às folhas — os **traços foliares** — geralmente é marcada por lacunas — **lacunas foliares** — no sifonostelo (como na Fig. 16.4c). Estas lacunas foliares são preenchidas por células de parênquima como aquelas que ocorrem dentro e fora do tecido vascular do sifonostelo.

Se o cilindro vascular consiste em um sistema de feixes discretos em torno de uma medula, como ocorre em quase todas as plantas com sementes, o estelo é chamado de **eustelo** (Fig. 16.4d). Estudos comparativos de plantas atuais e fósseis sugerem que o eustelo das plantas com sementes evoluíram direta-

* N.T.: Mais comumente chamado de felogênio.



16.5
Seção longitudinal de um caule com um protostelo e um microfilo (a) *e um caule com um sifonostelo e um megafilo* (b), *enfatizando os nós ou regiões onde as folhas são presas. Seções transversais dos nós estão mostradas abaixo* (c) *e* (d). *Note a presença da medula e uma lacuna foliar no caule com sifonostelo e sua ausência no caule com protostelo. Microfilos são característicos de Lycophyta, enquanto megafilos são encontrados em todas as plantas vasculares.*

mente do protostelo. Os eustelos apareceram primeiro entre as pró-gimnospermas, um grupo de plantas que produzia esporos e que serão discutidas no Cap. 17. Os sifonostelos evidentemente evoluíram independentemente a partir dos protostelos. Esta relação indica que nenhum dos grupos de plantas vasculares sem sementes com representantes atuais deu origem a alguma planta atual com semente.

ORIGEM DAS RAÍZES E FOLHAS

Embora o registro fóssil revele pouca informação sobre a origem das raízes como as conhecemos hoje, elas devem ter evoluído a partir da parte mais inferior, freqüentemente subterrânea das plantas vasculares primitivas. Na maior parte, as raízes são estruturas relativamente simples que parecem ter retido muitas das características estruturais primitivas que não estão mais presentes no caule das plantas modernas.

Folhas são os principais apêndices laterais do caule. Sem se considerar seu tamanho e estrutura final, elas se originam como protuberâncias (primórdio foliar) do meristema apical do sistema caulinar. Existem dois tipos fundamentalmente distintos de folhas, microfilos e megafilos.

Microfilos são geralmente folhas relativamente pequenas; elas contêm apenas um único feixe de tecido vascular (Fig. 16.5a). Os microfilos estão associados com caules que possuem protostelos e são característicos das Lycophyta. Os traços foliares dos microfilos não estão associados com lacunas foliares. Embora o nome *microfilo* signifique "folha pequena", algumas espécies de *Isoetes* possuíam folhas consideravelmente longas. De fato, certas Lycophyta do Carbonífero e Permiano possuíam microfilos com um metro ou mais de comprimento.

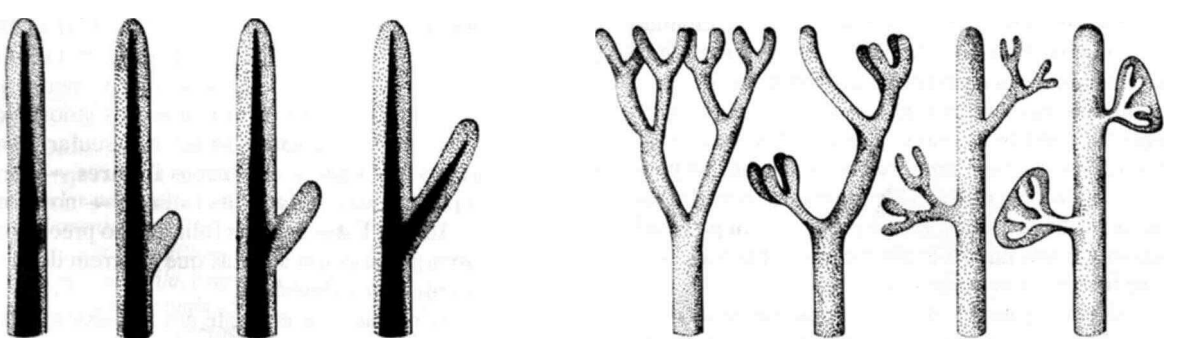
Os microfilos provavelmente evoluíram como protuberâncias laterais superficiais do caule (Fig. 16.6). No início estas estruturas eram apêndices pequenos semelhantes a escamas ou espinhos desprovidas de tecido vascular. Gradualmente, desenvolveram-se traços foliares rudimentares, que inicialmente se estendiam apenas até a base do apêndice. Finalmente, os traços foliares se estenderam por todo o apêndice, resultando na formação do microfilo primitivo.

Muitos **megafilos,** como o nome indica, são maiores que os microfilos. Com poucas exceções, os megafilos estão associados com caules que possuem ou sifonostelos ou eustelos, e seus traços foliares estão associados com lacunas foliares (Fig. 16.5b). Diferentemente dos microfilos, o limbo, ou **lâmina,** da maioria dos megafilos tem um sistema complexo de nervuras.

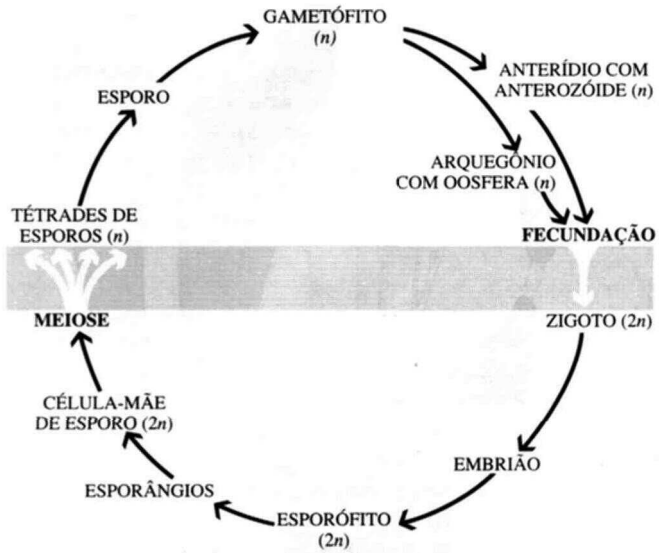
Acredita-se que os megafilos evoluíram a partir de um sistema inteiro de ramos através de uma série de passos similares ao que é mostrado na Fig. 16.6. As primeiras plantas tinham um eixo dicotomicamente ramificado sem folhas; ramificações desiguais resultaram em ramos mais agressivos que se "sobrepunham" aos mais fracos. Isto foi seguido por um achatamento, ou "aplanamento", dos ramos laterais subordinados. O passo final foi a fusão dos ramos laterais separados para formar a lâmina primitiva.

Sistemas Reprodutivos

Todas as plantas são oogâmicas e possuem uma alternância de gerações heteromorfas (Fig. 16.7). Em plantas com sementes, o



16.6
De acordo com uma teoria amplamente aceita, os microfilos (à esquerda) evoluíram como projeções laterais do eixo principal da planta. Os megafilos (à direita) evoluíram a partir da fusão de sistemas de ramos.



16.7
Ciclo de vida generalizado de uma planta vascular.

gametófito é nutricionalmente dependente do esporófito. A oogamia é claramente favorecida nas plantas, já que apenas um dos tipos de gametas deve navegar através do ambiente hostil no lado externo da planta. Em plantas vasculares, o esporófito é a fase dominante do ciclo de vida; ele é maior e estruturalmente muito mais complexo que o gametófito. Em hepáticas, antóceros e musgos, como vimos no Cap. 15, o gametófito é quase sempre maior que o esporófito, que é, pelo menos em parte, nutricionalmente dependente do gametófito.

HOMOSPORIA E HETEROSPORIA

As primeiras plantas vasculares produziam apenas um tipo de esporo como resultado da meiose; tais plantas vasculares são denominadas de **homosporadas.** Entre as plantas vasculares atuais, a homosporia é encontrada em Psilotophyta, Sphenophyta, algumas Lycophyta, e quase todas as samambaias. Após a germinação tais esporos quase sempre produzem gametófitos bissexuados — isto é, gametófitos que produzem tanto anterídios quanto arquegônios.

A **heterosporia** — a produção de dois tipos de esporos em dois tipos diferentes de esporângios — é encontrada em algumas das Lycophyta, em umas poucas samambaias e em todas as plantas com sementes. A heterosporia originou-se várias vezes em grupos não relacionados durante a evolução das plantas vasculares. Ela é comum desde o Período Devoniano, com o primeiro registro de cerca de 390 milhões de anos atrás. Os dois tipos de esporos são chamados **micrósporos** e **megásporos,** e são produzidos em **microsporângios** e **megasporângios,** respectivamente. Os dois tipos de esporos são definidos com base na função e não necessariamente no tamanho relativo. Micrósporos dão origem a gametófitos masculinos (microgametófitos), e megásporos dão origem a gametófitos femininos (megagametófitos). Estes dois tipos de gametófitos unissexuados são muito reduzidos em tamanho quando comparados com gametófitos de plantas vasculares homosporadas. Em plantas heterosporadas o gametófito se desenvolve no interior do envoltório formado pela parede do esporo; em plantas homosporadas, eles se desenvolvem fora do envoltório da parede do esporo. Em *Equisetum,* embora todos os esporos sejam idênticos morfologicamente, eles são diferenciados fisiologicamente, alguns dando origem a gametófitos unissexuados.

GAMETÓFITOS E GAMETAS

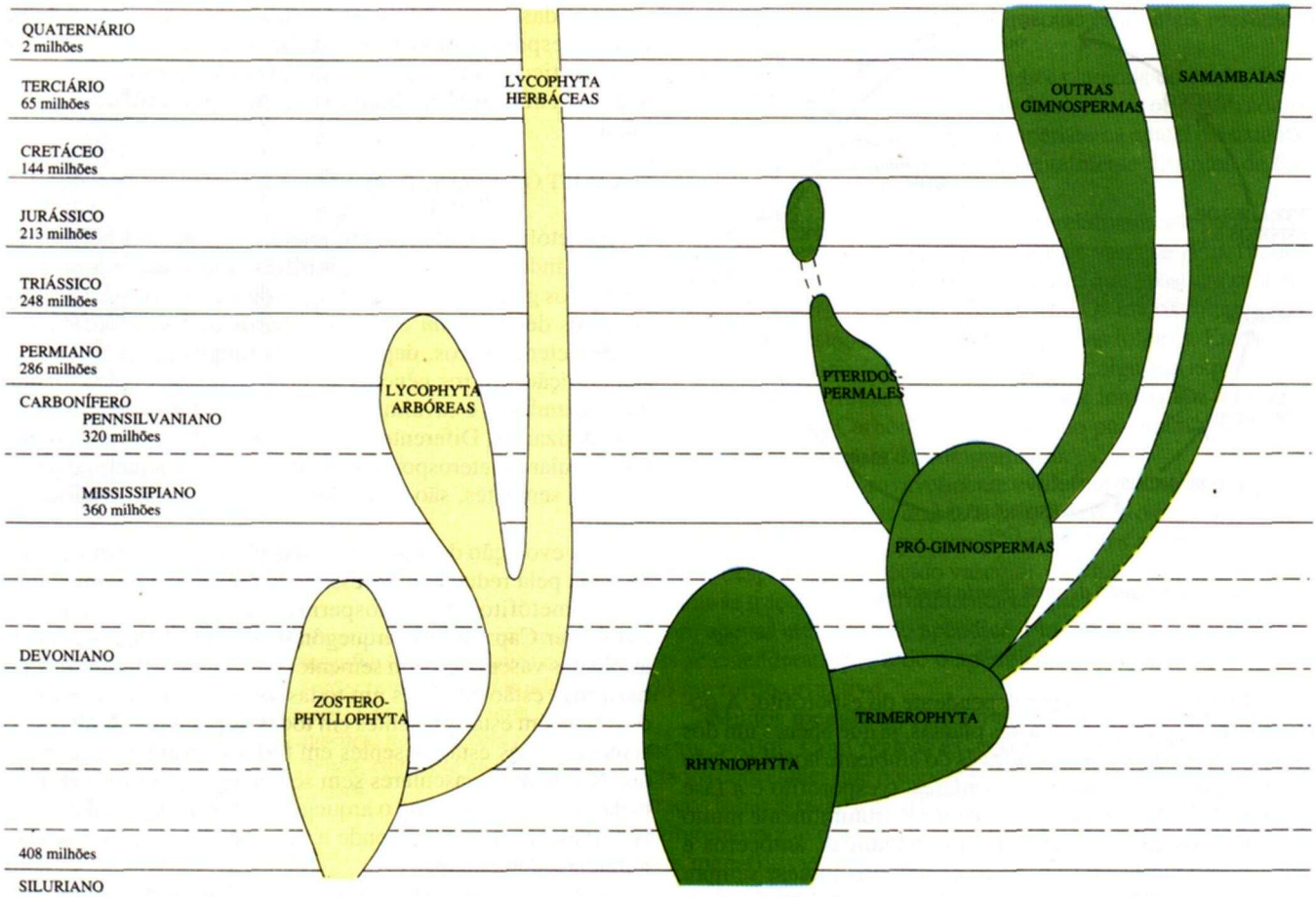
Os gametófitos relativamente grandes das plantas homosporadas são independentes do esporófito com relação à nutrição, embora os gametófitos subterrâneos de algumas espécies — tais como os de *Psilotum* e vários gêneros de Lycopodiaceae — sejam heterotróficos, dependente de fungos micorrízicos para sua nutrição. Outros gêneros de licopodiáceas, como a maioria das samambaias e cavalinhas, têm gametófitos de vida livre, fotossintetizantes. Diferentemente, os gametófitos de muitas plantas vasculares heterosporadas, e especialmente aqueles das plantas com sementes, são dependentes do esporófito para sua nutrição.

A evolução do gametófito das plantas vasculares é caracterizada pela redução progressiva de tamanho e complexidade, e os gametófitos de angiospermas são os mais reduzidos de todos (ver Cap. 18). Os arquegônios são encontrados em todas as plantas vasculares sem sementes e na maioria das gimnospermas, mas estão ausentes em todas as angiospermas; os anterídios também estão presentes em todas as plantas vasculares sem sementes, mas estão ausentes em todas as plantas com sementes. Nas plantas vasculares sem sementes, o anterozóide móvel nada através da água até o arquegônio. Estas plantas devem por isso crescer em habitats onde a água seja, pelo menos ocasionalmente, abundante.

A semente — uma estrutura única dentro da qual o embrião é disperso da planta-mãe envolvido dentro de um tegumento resistente juntamente com um suprimento de alimentos que auxilia o estabelecimento do embrião — evoluiu de um ancestral comum das plantas com sementes. As sementes apareceram há pelo menos 360 milhões de anos, aproximadamente no final do Período Devoniano. A heterosporia ocorreu em três gêneros de Lycophyta fóssil e um gênero de Sphenophyta fóssil, mas é provável que os megásporos fossem dispersos, ao invés de serem retidos e desenvolverem-se sobre a planta-mãe, como ocorre nas plantas com sementes. A evolução da semente — um atributo característico das plantas com sementes — e as principais características das divisões onde as sementes ocorrem serão discutidas posteriormente nos Caps. 17 a 19.

As Divisões de Plantas Vasculares sem Sementes

Três divisões de plantas vasculares sem sementes — Rhyniophyta, Zosterophyllophyta e Trimerophyta — prosperaram no Período Devoniano e tornaram-se extintas cerca de 360 milhões de anos atrás, no final desse período. Destas, as Rhyniophyta apareceram há pelo menos 420 milhões de anos, no Período Siluriano Médio. Todas as três divisões consistiram em plantas sem sementes que eram relativamente simples em estrutura. A quarta divisão de plantas vasculares sem sementes, Progimnospermophyta ou pró-gimnospermas, será discutida no Cap. 17 porque os membros deste grupo podem ter sido ancestrais das plantas com sementes, as gimnospermas e angiospermas (Fig. 16.8). Além destas divisões extintas, discutiremos neste capítu-



16.8
Possível curso da evolução de plantas vasculares a partir de Zosterophyllophyta e Rhyniophyta. O comprimento do Período Devoniano está exagerado, e as possíveis relações com as angiospermas, ou plantas com flores, não estão indicadas. Os grupos que podem ter sido ancestrais de Psilotophyta e Sphenophyta não são conhecidos. Apenas poucos gêneros de plantas fósseis descritos parecem ser intermediários entre as Rhyniophyta, que apareceram no Período Siluriano (cerca de 420 milhões de anos atrás) e as Zosterophyllophyta, que aparecem no registro fóssil cerca de 10 milhões de anos atrás. A natureza exata da relação entre estes dois grupos e seu ancestral comum ainda está para ser estabelecida.

lo as Psilotophyta, Lycophyta, Sphenophyta e Pterophyta, as quatro divisões de plantas vasculares sem sementes que têm representantes atuais.

O padrão global de diversificação de plantas pode ser interpretado em termos do aumento sucessivo de dominância dos quatro grupos maiores de plantas; estes quatro grupos substituíram consideravelmente os grupos que eram anteriormente dominantes. Em cada caso, numerosas espécies desenvolveram-se em grupos que foram ascendendo para dominância. Os maiores grupos envolvidos foram:

(1) Primeiras plantas vasculares — caracterizadas por uma morfologia presumivelmente simples e primitiva. Estas incluíram as Rhyniophyta, Zosterophyllophyta e Trimerophyta (Fig. 16.9). As plantas vasculares primitivas foram dominantes do Período Siluriano Médio até o Período Devoniano Médio, de cerca de 420 até 370 milhões de anos atrás (ver Fig. 16.2).

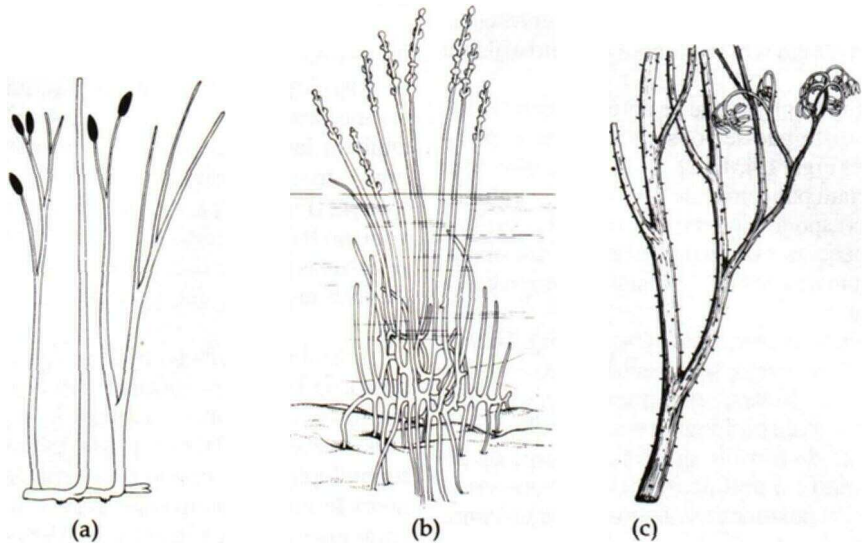
(2) Samambaias, Lycophyta, Sphenophyta, pró-gimnospermas. Estes grupos mais complexos foram dominantes a partir do Período Devoniano Superior até o fim do Período Carbonífero (ver Figs. 16.10, 17.1), de cerca de 380 até cerca de 290 milhões de anos atrás (ver Plantas do Carbonífero, adiante, neste capítulo).

(3) As plantas com sementes surgiram no Devoniano Superior, há pelo menos 360 milhões de anos, e desenvolveram muitas linhas evolutivas novas durante o Período Permiano. As gimnospermas dominaram floras terrestres através da maior parte da Era Mesozóica até cerca de 100 milhões de anos atrás.

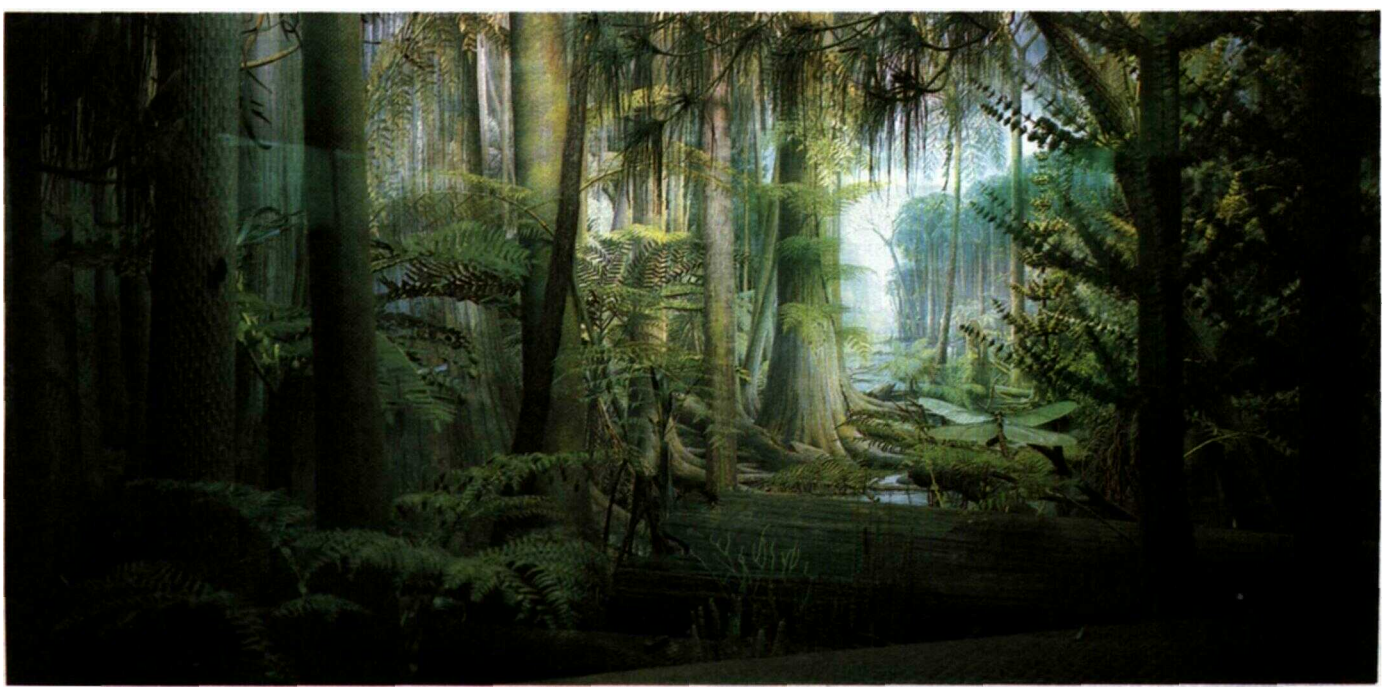
(4) Plantas com flores, que apareceram no registro fóssil cerca de 127 milhões de anos atrás. Esta divisão tornou-se dominante em 20 a 30 milhões de anos e tem permanecido dominante desde então.

Divisão Rhyniophyta

As primeiras plantas vasculares conhecidas que compreendemos em detalhe pertencem à divisão Rhyniophyta, um grupo que data de antes do Período Siluriano Médio, há pelo menos 420 milhões de anos. O grupo tornou-se extinto no Período Devoniano Médio (cerca de 380 milhões de anos atrás). As primeiras plantas vasculares eram provavelmente similares; seus vestígios datam de pelo menos outros 15 milhões de anos. As Rhyniophyta eram plantas sem sementes, consistindo em eixos simples, dicotomicamente ramificados com esporângios terminais. Os corpos des-



16.9
Plantas vasculares primitivas. (a) Rhynia major *é uma Rhyniophyta, uma das mais simples plantas vasculares conhecidas. O eixo não apresentava folhas e era dicotomicamente ramificado. Os esporângios, que eram terminais, aparentemente liberavam seus esporos rompendo-se longitudinalmente.* (b) *Em* Zosterophyllum *e outros* Zosterophyllophyta, *os esporângios, que eram agregados em uma espiga terminal, rompiam-se ao longo de fendas definidas que se formavam ao redor da margem externa. As* Zosterophyllophyta *eram maiores que as Rhyniophyta, mas como as últimas elas eram plantas basicamente dicotomicamente ramificadas que eram ou nuas, ou espinhosas ou dentadas.* (c) *As Trimerophyta eram plantas maiores e mais complexas com eixo central forte e ramos laterais menores. Os ramos laterais eram dicotomicamente ramificados e freqüentemente tinham uma massa terminal de pares de esporângios que afilavam em ambas as extremidades. Os gêneros mais bem conhecidos incluídos neste grupo são* Psilophyton *e* Trimerophyton. *Uma reconstrução de* P. princeps *é mostrada aqui. Indivíduos de* Rhynia major *atingiam cerca de 0,5 metro de altura, enquanto alguns dos Trimerophyta tinham um metro ou mais de altura. Ver também Fig. 16.2.*



16.10
Reconstrução de uma floresta pantanosa do Período Carbonífero. Ver também Fig. 17.1.

sas plantas não eram diferenciados em raízes, caules ou folhas, e eram homosporadas. O nome da divisão vem da boa representação destas plantas primitivas em silício córneo próximo à aldeia de Rhynie, na Escócia.

Cooksonia, uma Rhyniophyta que se acredita tenha habitado superfícies lodosas, distingue-se por ser a mais antiga planta vascular conhecida (ver Figs. 1.4, 16.2). Seus delgados caules aéreos, sem folhas, cresciam para cima até cerca de 6,5 centímetros de comprimento; seus esporângios eram globosos. Traqueídes foram identificadas em pequenos pedaços macerados dos eixos. *Cooksonia* tornou-se extinto no Período Devoniano Inferior, cerca de 390 milhões de anos atrás.

A Rhyniophyta mais bem conhecida é *Rhynia* (Fig. 16.9a). Provavelmente uma planta de brejo, seus caules aéreos ramificados dicotomicamente, sem folhas, eram presos a um rizoma (caule subterrâneo) com tufos de prolongamentos semelhantes a tricomas. Os caules aéreos de *Rhynia,* que tinham cerca de 20 centímetros de comprimento e 3 milímetros de espessura, eram revestidos com uma cutícula, possuíam estômatos e serviam como órgãos fotossintetizantes.

A estrutura interna de *Rhynia* era semelhante à de muitas plantas vasculares atuais. Uma única camada de células superficiais — a epiderme — circundava o tecido fotossintético do córtex, e o centro do eixo consistia em um feixe sólido de xilema envolvido por uma ou duas camadas de células, que podem ou não ter sido células de floema. Aparentemente, as primeiras células de xilema a amadurecer ocupavam a porção central do feixe, e as últimas a amadurecer eram periféricas.

Divisão Zosterophyllophyta

Os fósseis de uma segunda divisão extinta de plantas vasculares sem sementes — Zosterophyllophyta — foram encontrados em estratos do Período Devoniano Inferior ao Superior, de cerca de 408 até 370 milhões de anos atrás. Como as Rhyniophyta, as Zosterophyllophyta não apresentavam folhas e eram dicotomicamente ramificadas. É possível que o grupo fosse aquático. Os caules aéreos eram revestidos por uma cutícula, porém somente os que ficavam mais acima possuíam estômatos, indicando que os ramos que ficavam mais abaixo poderiam estar imersos na lama. Em *Zosterophyllum,* tem sido sugerido que os ramos que ficavam mais abaixo freqüentemente produziam ramos laterais que se dividiam em dois eixos, um que crescia para cima, o outro para baixo (Fig. 16.9b). Os ramos que cresciam para baixo podem ter funcionado como uma raiz, proporcionando sustentação, permitindo à planta expandir-se. As Zosterophyllophyta são assim denominadas devido a suas semelhanças gerais com *Zostera,* angiosperma marinha atual que se assemelha superficialmente a gramínea.

Diferentemente daqueles de Rhyniophyta, os esporângios globosos ou em forma de rim de Zosterophyllophyta eram formados lateralmente em pedicelos curtos. Estas plantas eram homosporadas. A estrutura interna das Zosterophyllophyta era essencialmente semelhante àquelas das Rhyniophyta, exceto que nas Zosterophyllophyta as primeiras células de xilema a amadurecer estavam localizadas na periferia do feixe de xilema e as últimas a amadurecer, no centro.

As Zosterophyllophyta foram quase certamente os ancestrais das Lycophyta. Os esporângios das primeiras Lycophyta eram formados lateralmente, como aqueles das Zosterophyllophyta, e o xilema de ambas as divisões diferenciavam-se centripetamente.

Divisão Trimerophyta

A divisão Trimerophyta provavelmente evoluiu diretamente de Rhyniophyta; as Trimerophyta parecem representar o grupo ancestral das samambaias, das pró-gimnospermas e, talvez, também das cavalinhas. As Trimerophyta, que eram plantas maiores e mais complexas que as Rhyniophyta ou Zosterophyllophyta (Fig. 16.9c), apareceram primeiramente no Período Devoniano Inferior, cerca de 395 milhões de anos atrás, e tornaram-se extintas pelo final do Devoniano Médio, cerca de 20 milhões de anos depois — um período relativamente curto de existência.

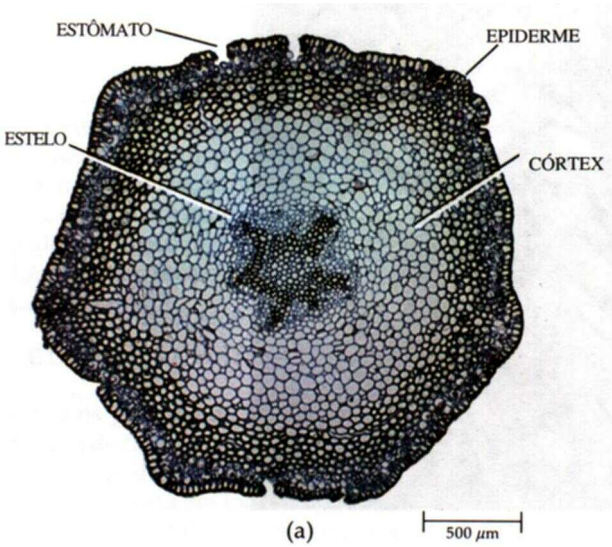
Embora mais avançada evolutivamente que as Rhyniophyta, as Trimerophyta ainda careciam de folhas. O eixo principal formava sistemas de ramos laterais que se dicotomizavam várias vezes. As Trimerophyta, como as Rhyniophyta e Zosterophyllophyta, eram homosporadas. Alguns de seus ramos menores terminavam em esporângios alongados, enquanto outros eram inteiramente vegetativos. Além de seus padrões de ramificação mais complexos, as Trimerophyta tinham um feixe vascular mais compacto que as Rhyniophyta. Junto com um amplo córtex composto de células com paredes espessadas, o grande feixe vascular provavelmente era capaz de suportar uma planta consideravelmente grande, talvez acima de um metro de comprimento. Como nas Rhyniophyta, o xilema das Trimerophyta diferenciava-se centrifugamente. O nome da divisão vem das palavras gregas *tri, meros* e *phyton,* significando "planta tripartida", devido às ramificações tripartidas dos ramos secundários no gênero *Trimerophyton.*

Divisão Psilotophyta

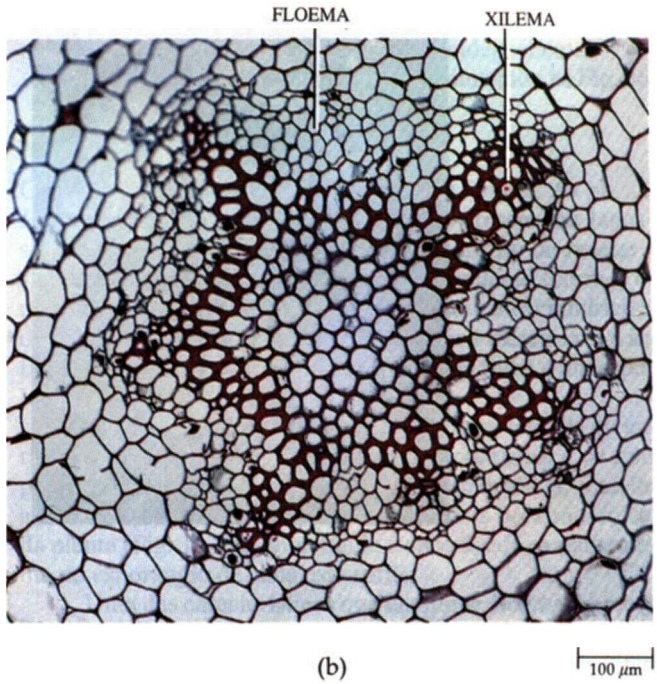
As Psilotophyta incluem dois gêneros, *Psilotum* e *Tmesipteris,* ambos atuais. *Psilotum* apresenta distribuição tropical e subtropical. Nos Estados Unidos, ocorre na Flórida, Louisiana, Arizona, Texas, Havaí, bem como em Porto Rico, e é uma planta invasora comum em estufas para plantas. *Tmesipteris* tem uma distribuição restrita à Austrália, Nova Caledônia, Nova Zelândia e outras regiões do Sul do Pacífico. Ambos os gêneros são plantas muito simples que se assemelham às Rhyniophyta na sua estrutura básica.

Psilotum é único entre as plantas vasculares atuais por não apresentar raízes nem folhas. O esporófito consiste em uma porção aérea dicotomicamente ramificada com apêndices pequenos em forma de escama e uma porção subterrânea ramificada, ou um sistema de rizomas com muitos rizóides. Um zigomiceto endomicorrízico está presente nas células corticais mais externas dos rizomas. *Psilotum* tem um protostelo (Fig. 16.11).

Psilotum é homosporado, os esporos são produzidos em esporângios formados sobre as terminações de ramos laterais curtos. Após a germinação, os esporos dão origem a gametófitos bissexuados que se assemelham a porções do rizoma (Fig. 16.12). Como o rizoma, o gametófito subterrâneo contém um fungo simbiótico. Além disso, alguns gametófitos contêm tecido vascular. Os anterozóides de *Psilotum* são multiflagelados e necessitam de água para nadar até a oosfera. Inicialmente, o esporófito está preso ao gametófito por um pé, uma estrutura que absorve nutrientes do gametófito. Finalmente o esporófito solta-se do pé, que se mantém imerso no gametófito. O ciclo de vida de *Psilotum* está ilustrado na Fig. 16.14.



16–11



16.11
Psilotum nudum. (a) *Seção transversal do caule, mostrando tecidos maduros.* (b) *Detalhe do protostelo, mostrando xilema e floema.*

Tmesipteris cresce como uma planta epífita sobre samambaias arbóreas e outras plantas (Fig. 16.13) e em fendas de rochas. Os apêndices em forma de folha de *Tmesipteris* são maiores que os apêndices em forma de escama de *Psilotum*, porém em outros aspectos *Tmesipteris* é basicamente semelhante a *Psilotum*.

Divisão Lycophyta

Os 10 a 15 gêneros e aproximadamente 1.000 espécies atuais de Lycophyta são os representantes de uma linha evolutiva que se estende desde o Período Devoniano. Os progenitores das Lycophyta foram quase certamente as primeiras Zostero-

(a)

(b)

16.12
(a) *Gametófito subterrâneo de* Psilotum nudum. *Os gametófitos de Psilophyta são bissexuados (andróginos), isto é, eles produzem anterídios e arquegônios.* (b) Psilotum nudum, *conhecido localmente como* moa plant, *crescendo sobre um derrame de lava de 1955 na ilha do Havaí. Os esporângios amarelos são claramente visíveis.*

(a)

(b)

16.13
(a) Tmesipteris parva *crescendo sobre o tronco de uma samambaia arborescente* Cyathea australis *em Nova Gales do Sul, Austrália.* (b) *Tmesipteris lanceolata na Nova Caledônia, uma ilha do sudeste do Pacífico.*

phyllophyta (ver Fig. 16.9b). Há uma série de ordens de Lycophyta, e pelo menos três das ordens extintas incluíam árvores pequenas a grandes. As três ordens atuais de Lycophyta, entretanto, constituem-se inteiramente de ervas; cada ordem inclui uma única família. Todas as Lycophyta, atual e fóssil, possuem microfilos, e este tipo de folha é altamente característico da divisão. Lycophyta arbóreas estavam entre as plantas dominantes das florestas que formaram jazidas de carvão no Período Carbonífero (ver Plantas do Carbonífero, adiante, neste capítulo). A maior das linhas de Lycophyta lenhosa tornou-se extinta antes do final da Era Paleozóica, 248 milhões de anos

LYCOPODIACEAE

Talvez as mais familiares Lycophyta atuais sejam os licopódios, família Lycopodiaceae (ver Fig. 10.9c). Todos, exceto dois gêneros de Lycophyta atuais, pertencem a essa família, a maioria dos membros eram anteriormente agrupados no gênero *Lycopodium.* Sete destes gêneros estão representados nos Estados Unidos e Canadá, porém a maioria das 400 espécies estimadas na família é tropical. As delimitações para os gêneros predominantemente tropicais desta família são insatisfatoriamente conhecidas, e basicamente 15 gêneros podem ser reconhecidos. Lycopodiaceae estende-se das regiões Árticas até os trópicos, porém ela raramente forma elementos conspícuos nas comunidades de plantas. A maioria das espécies tropicais, muitas das quais pertencentes ao gênero *Phlegmariurus,* é epífita e assim raramente são vistas, porém muitas das espécies de regiões temperadas formam tapetes que podem ser evidentes nos solos das florestas. Como estão sempre verdes, são mais notadas no inverno.

O esporófito da maioria dos gêneros das Lycopodiaceae consiste em um rizoma ramificado do qual surgem ramos aéreos e raízes adventícias. Tanto o caule quanto a raiz são protostélicos (Fig. 16.15). Os microfilos de Lycopodiaceae são geralmente dispostos espiraladamente, porém parecem opostos ou verticilados em alguns membros do grupo. As Lycopodiaceae são homosporadas; os esporângios ocorrem individualmente sobre a superfície superior dos microfilos férteis denominados **esporofilos** — folhas modificadas ou órgãos semelhantes a folha que contêm esporângios. Em *Huperzia* (Fig. 16.16) e *Phlegmariurus,* os esporofilos são semelhantes aos microfilos estéreis e estão difusos entre estes. Nos outros gêneros de Lycopodiaceae que ocorrem nos Estados Unidos e Canadá, incluindo *Diphasiastrum* e *Lycopodium* (Fig. 10.9c), os esporofilos não fotossintetizantes estão agrupados em **estróbilos,** ou cones, na extremidade dos ramos aéreos.

Após a germinação, os esporos de Lycopodiaceae dão origem a gametófitos bissexuados que, dependendo do gênero, ou são massas irregularmente lobadas, verdes (*Lycopodiella, Palhinhaea* e *Pseudolycopodiella* entre os gêneros que ocorrem nos Estados Unidos e Canadá), ou estruturas micorrízicas subterrâneas, não fotossintetizantes (*Diphasiastrum, Huperzia, Lycopodium* e *Phlegmariurus* entre os gêneros que ocorrem nos Estados Unidos e Canadá; ver Fig. 16.17). O desenvolvimento e maturação dos arquegônios e anterídios em um gametófito de Lycopodiaceae podem requerer de 6 até 15 anos, e estes gametófitos podem ainda produzir uma série de esporófitos em sucessivos arquegônios enquanto continuarem a crescer.

A água é necessária para a fecundação em Lycopodiaceae. O anterozóide biflagelado nada através da água para o arquegônio e então desce pelo seu colo até a oosfera. Após a fecundação, o zigoto desenvolve-se em um embrião, que cresce no interior do arquegônio. O esporófito jovem pode permanecer preso ao gametófito por um longo período, porém finalmente torna-se independente. O ciclo de vida de *Lycopodium clavatum,* representativo daquelas Lycopodiaceae que possuem gametófito subterrâneo, micorrízico e formam estróbilo, está ilustrado na Fig. 16.17.

Entre os gêneros de Lycopodiaceae que ocorrem nos Estados Unidos e Canadá, *Huperzia* (Fig. 16.16), os *fir mosses,*

consiste em sete espécies; *Lycopodium* (Fig. 16.17), os *tree club mosses,* em cinco; *Diphasiastrum,* os *club mosses* e *running pines,* em 11 espécies; e *Lycopodiella,* em seis. Estes gêneros, e outros atualmente conhecidos em Lycopodiaceae, diferem um do outro em muitas características fundamentais importantes, incluindo a disposição dos esporofilos, a presença de rizomas e a organização do corpo vegetativo, a natureza do gametófito, e o número cromossômico básico. Eles evidentemente não poderiam mais permanecer agrupados em um único gênero, *Lycopodium,* uma classificação que ocultava as grandes diferenças entre eles.

SELAGINELLACEAE

Entre os gêneros de Lycophyta atuais, *Selaginella,* o único gênero da família Selaginellaceae, possui a maioria das espécies, cerca de 700. A maioria delas com distribuição tropical. Muitas crescem em locais úmidos; umas poucas habitam desertos, tornando-se dormentes durante as épocas mais secas do ano. Entre as últimas está a chamada *resurrection plant,** *S. lepidophylla,* que ocorre no Texas, Novo México e México (Fig. 16.18a).

Basicamente, o esporófito herbáceo de *Selaginella* é semelhante àqueles de algumas Lycopodiaceae, apresentam microfilos e seus esporofilos estão organizados em estróbilos (Fig. 16.18b). Diferentemente de Lycopodiaceae, todavia, *Selaginella* possui um apêndice pequeno em forma de escama, denominado lígula, próxima da base da superfície superior de cada microfilo e esporofilo. O caule e a raiz são protostélicos (Fig. 16.19).

Enquanto as Lycopodiaceae são homosporadas, *Selaginella* é heterosporada, com gametófitos unissexuados. Cada esporofilo forma um único esporângio na sua superfície superior. Megasporângios são formados pelos **megasporofilos,** e os microsporângios são formados pelos **microsporofilos.** Ambos os tipos de esporângios ocorrem no mesmo estróbilo.

Os gametófitos masculinos (microgametófitos) em *Selaginella* desenvolvem-se dentro dos micrósporos; eles carecem de clorofila. Na maturidade o gametófito masculino consiste em um único protalo, ou célula vegetativa, e um anterídio, que dá origem a muitos anterozóides biflagelados. A parede do micrósporo deve romper-se para que o anterozóide seja liberado.

Durante o desenvolvimento do gametófito feminino (megagametófito), a parede do megásporo rompe-se, e o gametófito projeta-se através da ruptura para o lado externo. Esta é a porção do gametófito feminino na qual o arquegônio desenvolve-se. Foi relatado que o gametófito feminino às vezes desenvolve cloroplastos, embora a maioria dos gametófitos de *Selaginella* obtenha sua nutrição a partir do alimento armazenado no interior dos megásporos.

A água é necessária para que os anterozóides nadem até os arquegônios e fecundem as oosferas. Geralmente a fecundação ocorre após os gametófitos terem sido dispersos do estróbilo. Durante o desenvolvimento dos embriões tanto em Lycopodiaceae como em *Selaginella,* uma estrutura denominada **suspensor** é formada. Embora inativo em Lycopodiaceae e em algumas espécies de *Selaginella,* em outras *Selaginella* o suspensor serve para empurrar o embrião em desenvolvimento profundamente para o interior do tecido rico em nutrientes do gametófito feminino. Gradualmente, o esporófito em desenvolvimento emerge do gametófito e torna-se independente.

O ciclo de vida de *Selaginella* está ilustrado na Fig. 16.22.

ISOETACEAE

O único membro da família Isoetaceae é *Isoetes.* As plantas de *Isoetes* podem ser aquáticas, ou podem crescer em lagos que secam em determinadas estações. O esporófito de *Isoetes* consiste em um caule subterrâneo curto e suculento (cormo) originando microfilos com forma semelhante ao caule cilíndrico e oco de certas gramíneas na superfície superior e raízes na sua superfície inferior (Fig. 16.20). Em *Isoetes,* cada folha é um esporofilo em potencial.

Como *Selaginella, Isoetes* é heterosporado. Os megasporângios são formados na base de megasporofilos, e os microsporângios são formados na base de microsporofilos, semelhante aos megasporofilos porém localizados mais próximo do centro da planta (Fig. 16.21). Uma lígula é encontrada exatamente acima do esporângio de cada esporofilo.

Uma das características que distingue *Isoetes* é a presença de um câmbio especializado que adiciona tecidos secundários no cormo. Externamente o câmbio produz somente tecido de parênquima, enquanto internamente produz um tecido vascular peculiar consistindo em elementos crivados, células de parênquima e traqueídes em proporções variáveis.

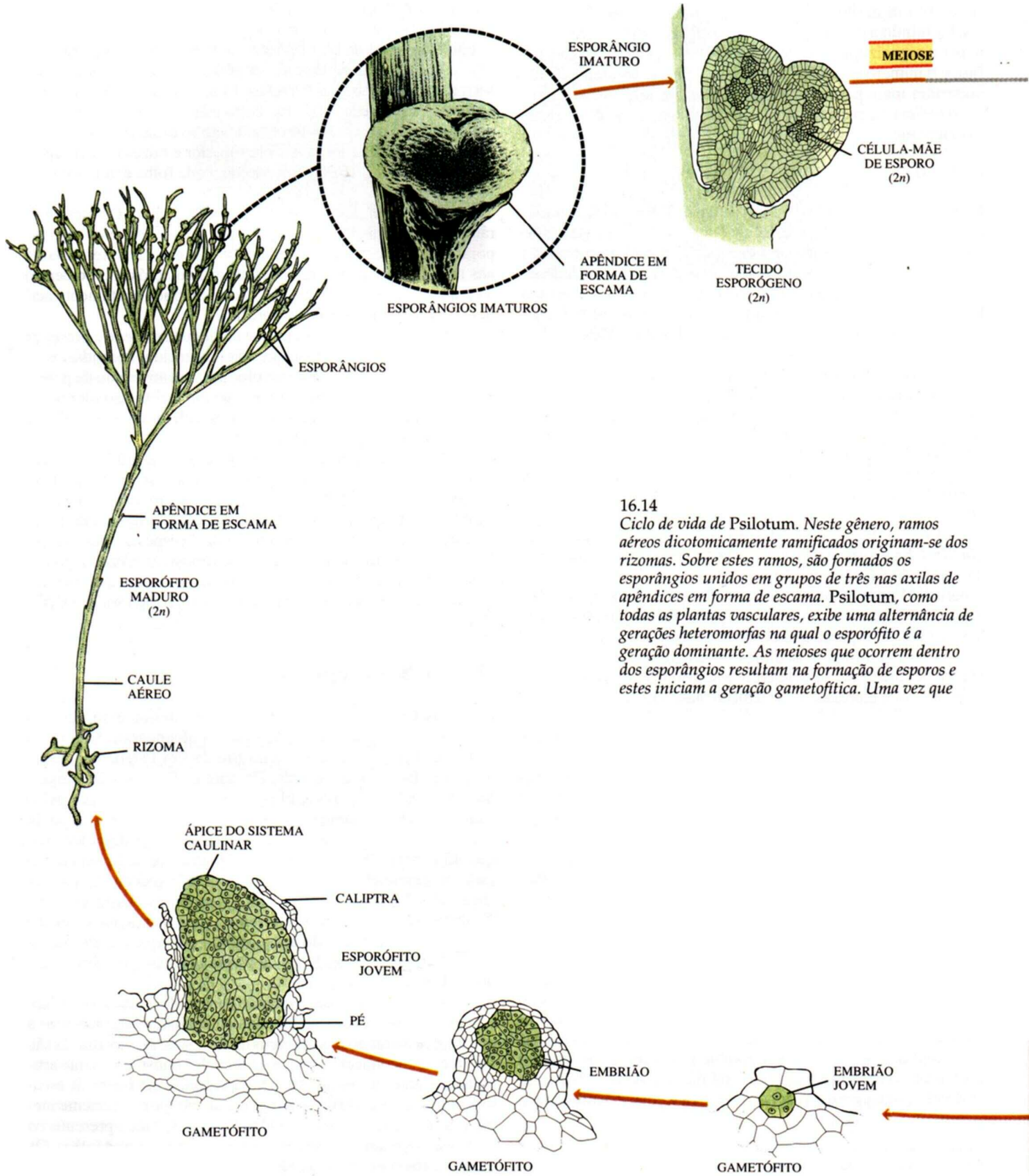
Algumas espécies de *Isoetes* de altas altitudes nos trópicos têm uma característica única de obter seu carbono para fotossíntese do sedimento no qual elas crescem em maior quantidade do que a partir da atmosfera. As folhas destas plantas carecem de estômatos, têm uma cutícula espessa e basicamente não efetuam trocas gasosas com a atmosfera. Como algumas outras espécies de *Isoetes* nas quais as plantas secam externamente em uma parte do ano, estas espécies têm fotossíntese CAM (Cap. 7).

Divisão Sphenophyta

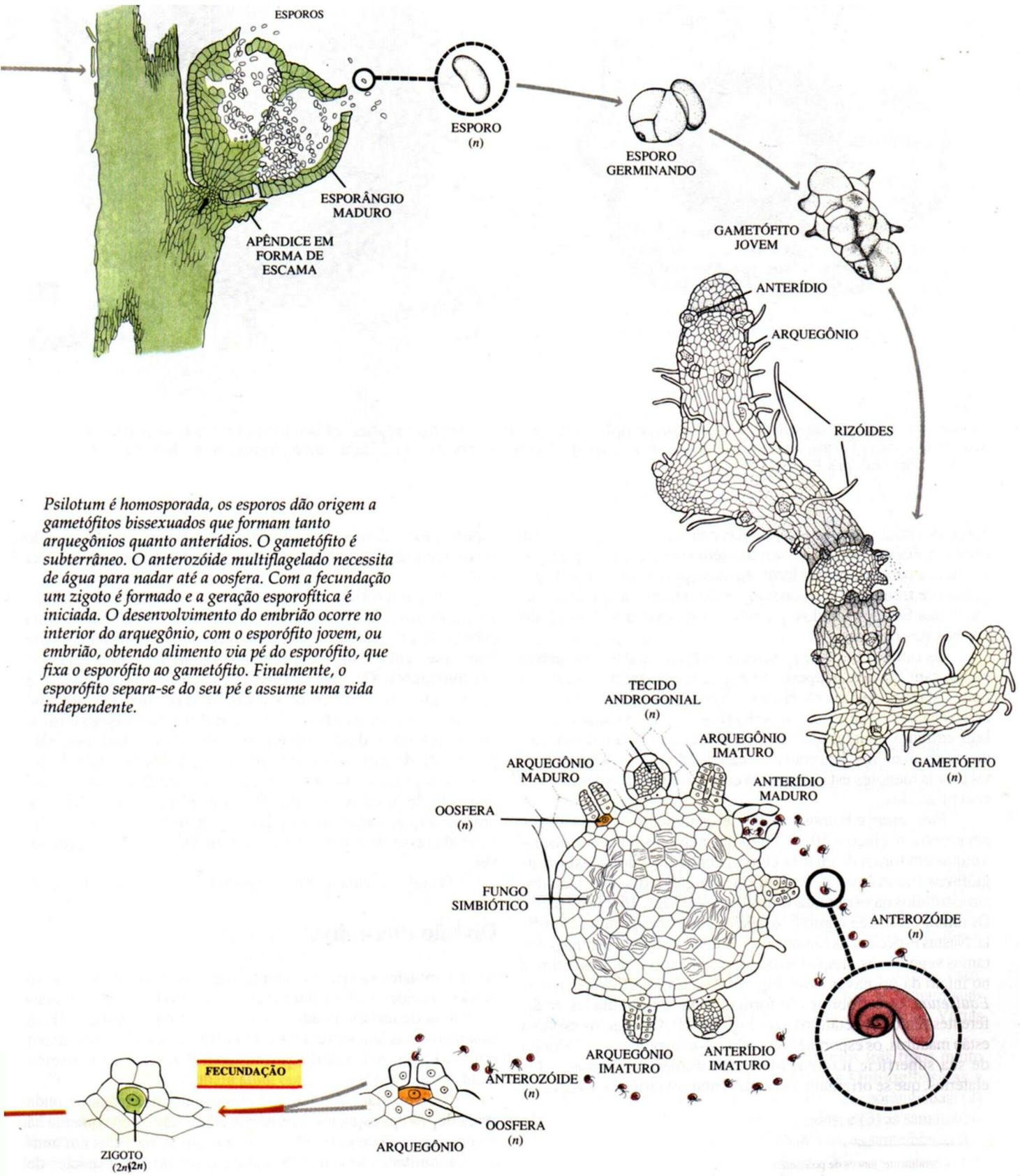
Como as Lycophyta, as Sphenophyta estendem-se desde o Período Devoniano. As Sphenophyta alcançaram sua abundância e diversidade máxima no fim da Era Paleozóica, cerca de 300 milhões de anos atrás. Durante os Períodos Devoniano Superior e Carbonífero, elas estavam representadas pelas Calamites (ver adiante), um grupo de árvores que atingia 18 metros ou mais de altura, com um tronco que poderia ter mais que 45 centímetros de espessura. Atualmente as Sphenophyta estão representadas por um único gênero herbáceo, *Equisetum* (Fig. 16.23), que consiste em 15 espécies. Uma vez que *Equisetum* é semelhante a *Equisetites,* uma planta que apareceu cerca de 300 milhões de anos atrás, no Período Devoniano, *Equisetum* pode ser o gênero de planta mais antigo sobrevivendo na Terra.

As espécies de *Equisetum* são conhecidas como cavalinhas; elas são comuns em locais úmidos ou encharcados, próximos a córregos, e ao longo das margens de florestas. As cavalinhas são facilmente reconhecidas pelos seus caules conspicuamente articulados e textura rugosa. As pequenas folhas em forma de escama, que têm uma estrutura simples mas são provavelmente megafilos reduzidos, são verticiladas nos nós. Quando presente, os ramos surgem lateralmente nos nós e alternos com as folhas. Os entrenós (as porções do caule entre nós sucessivos) são estria-

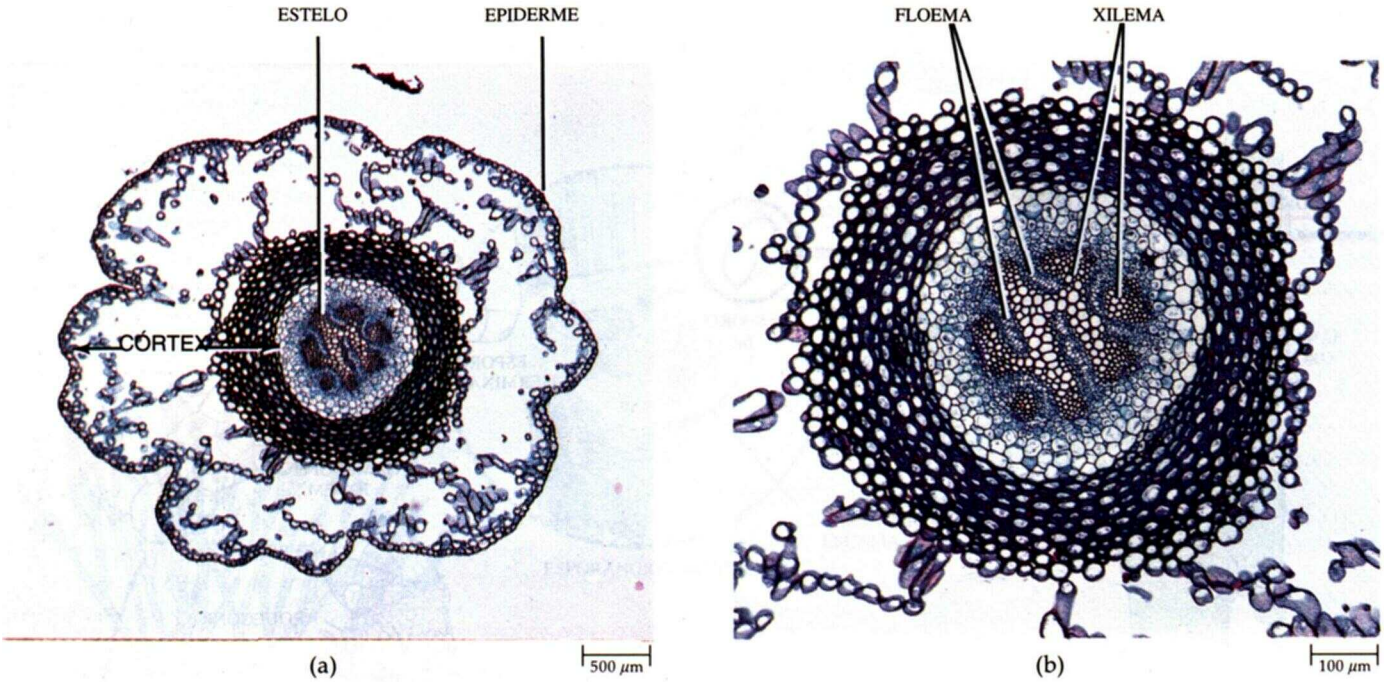
* N.T.: Literalmente: planta da ressurreição.



16.14
Ciclo de vida de Psilotum. *Neste gênero, ramos aéreos dicotomicamente ramificados originam-se dos rizomas. Sobre estes ramos, são formados os esporângios unidos em grupos de três nas axilas de apêndices em forma de escama.* Psilotum, *como todas as plantas vasculares, exibe uma alternância de gerações heteromorfas na qual o esporófito é a geração dominante. As meioses que ocorrem dentro dos esporângios resultam na formação de esporos e estes iniciam a geração gametofítica. Uma vez que*



Psilotum é homosporada, os esporos dão origem a gametófitos bissexuados que formam tanto arquegônios quanto anterídios. O gametófito é subterrâneo. O anterozóide multiflagelado necessita de água para nadar até a oosfera. Com a fecundação um zigoto é formado e a geração esporofítica é iniciada. O desenvolvimento do embrião ocorre no interior do arquegônio, com o esporófito jovem, ou embrião, obtendo alimento via pé do esporófito, que fixa o esporófito ao gametófito. Finalmente, o esporófito separa-se do seu pé e assume uma vida independente.



16.15
(a) *Seção transversal do caule de* Diphasiastrum complanatum, *mostrando tecidos maduros.* (b) *Detalhe do protostelo de* D. complanatum, *mostrando xilema e floema. Tanto o caule como a raiz de Lycopodiaceae mostram esta organização protostélica. Note os grandes espaços de ar no córtex. Ver também a Fig. 16.3.*

dos, e as estrias são rijas e reforçadas com depósitos de sílica nas células epidérmicas. As cavalinhas têm sido utilizadas para polir potes e panelas, particularmente nas épocas colonial e de expansão de fronteiras, e receberam assim o nome de *scouring rushes** nos Estados Unidos. As raízes são adventícias, surgindo nos nós dos rizomas.

Os caules aéreos de *Equisetum* surgem de rizomas subterrâneos ramificados, e, apesar de as plantas poderem morrer durante estações desfavoráveis, os rizomas são perenes. O caule aéreo é anatomicamente complexo (Fig. 16.24). Na maturidade, seus entrenós contêm uma medula oca circundada por um anel de canais menores denominados canais carenais. Cada um destes canais menores está associado com um feixe de xilema e floema primários.

Equisetum é homosporado. Os esporângios são formados em grupos de cinco a 10 ao longo das margens de pequenas estruturas em forma de guarda-chuvas conhecidas como **esporangióforos** (ramos que sustentam esporângios), que são reunidos em estróbilos na extremidade do caule (ver Figs. 16.23a e 16.26). Os ramos férteis de algumas espécies não contêm muita clorofila. Nestas espécies, os ramos férteis são nitidamente distintos dos ramos vegetativos, freqüentemente aparecendo antes dos últimos no início da primavera (ver Fig. 16.23). Em outras espécies de *Equisetum*, os estróbilos são formados nas extremidades de diferentes ramos vegetativos (ver Fig. 10.9d). Quando os esporos estão maduros, os esporângios contraem-se e rompem-se ao longo de sua superfície interna, liberando numerosos esporos. Os elatérios, que se originam da camada mais externa da parede dos esporos, espiralam-se quando úmidos e desenrolam-se quando secos, tendo assim um papel na dispersão dos esporos (Figs. 16.1 e 16.26).

Os gametófitos de *Equisetum* são verdes e de vida livre, a maioria tendo aproximadamente o tamanho de uma cabeça de alfinete; eles se estabelecem principalmente sobre lama que tenha sido recentemente inundada e que seja rica em nutrientes. Os gametófitos (Fig. 16.25), que atingem a maturidade sexual em três a cinco semanas, são ou bissexuados ou masculinos. Em gametófitos bissexuados, os arquegônios desenvolvem-se antes dos anterídios; este padrão de desenvolvimento aumenta a probabilidade de fecundação cruzada. Os anterozóides são multiflagelados e necessitam de água para nadar até as oosferas. As oosferas de muitos arquegônios em um único gametófito podem ser fecundadas e se desenvolverem em embriões, ou esporófitos jovens.

O ciclo de vida de *Equisetum* está ilustrado na Fig. 16.26.

Divisão Pterophyta

As samambaias são relativamente abundantes no registro fóssil desde o Período Carbonífero (ver Plantas do Carbonífero, mais adiante neste mesmo capítulo, e Fig. 17.1) até o presente. Hoje, as samambaias incluem cerca de 11.000 espécies; elas são o maior grupo de plantas depois das plantas com flores, e o mais diversificado (Fig. 16.27).

A diversidade das samambaias é maior nos trópicos, onde cerca de 3/4 das espécies são encontradas. Aqui, não somente há muitas espécies de samambaias, como são abundantes em muitas comunidades vegetais. Somente cerca de 380 espécies de

* N.T.: Literalmente: juncos de polimento.

16.16
Huperzia lucidula *é um representante daqueles gêneros de Lycopodiaceae que não apresentam estróbilo. Os esporângios (pequenas estruturas amarelas ao longo do caule) estão difusos entre os microfilos estéreis.*

samambaias ocorrem nos Estados Unidos e Canadá, enquanto cerca de 1.000 ocorrem no pequeno país tropical de Costa Rica na América Central; a Costa Rica é aproximadamente do tamanho da Virgínia do Oeste. Cerca de 1/3 de todas as espécies de samambaias tropicais cresce sobre troncos ou ramos de árvores como epífitas (Fig. 16.27f).

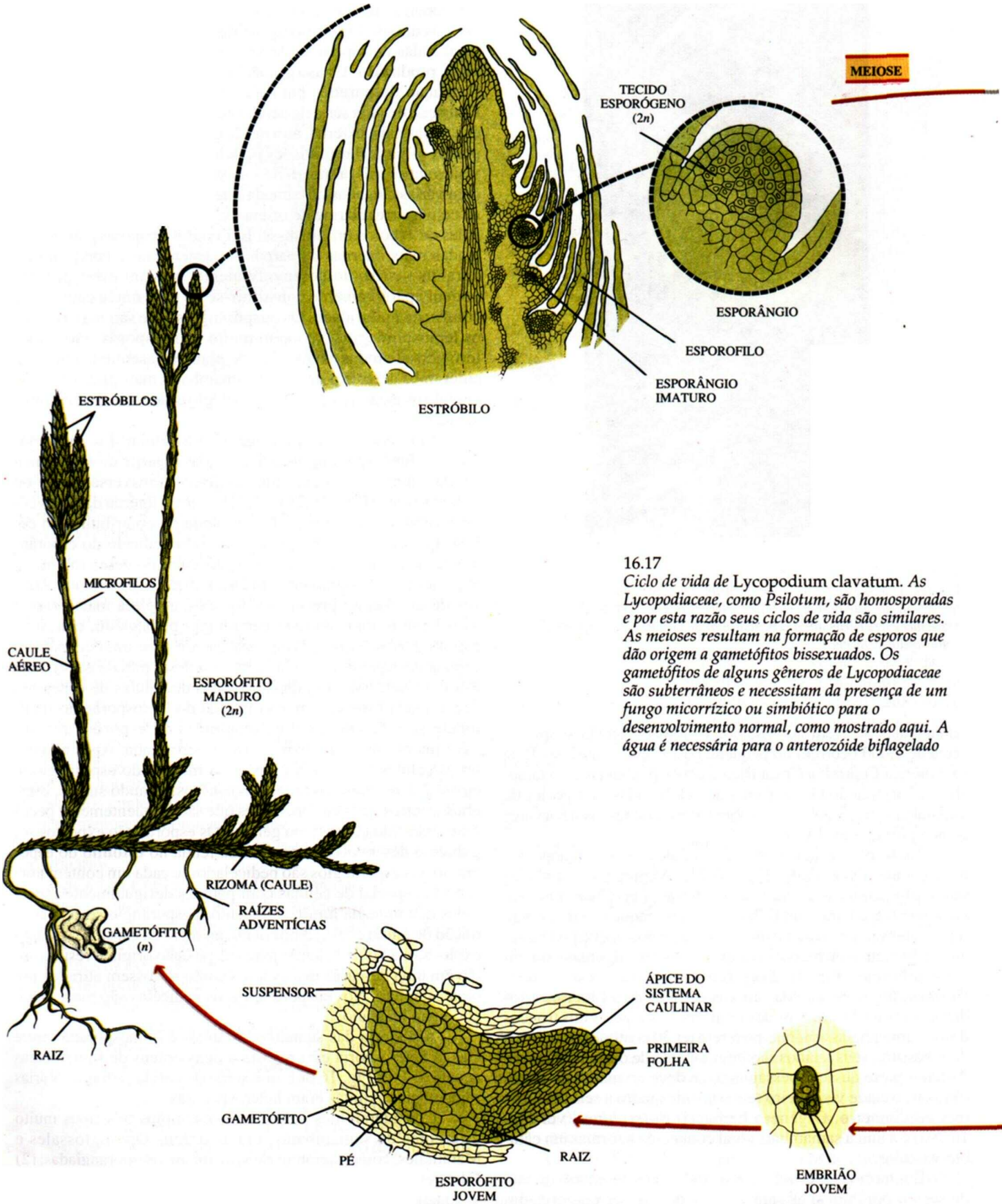
Tanto na forma quanto no habitat, as samambaias exibem grande diversidade (Fig. 16.27). Algumas samambaias são muito pequenas e têm folhas inteiras. *Lygodium,* uma samambaia trepadeira, tem folhas com uma raque torcida, longa (uma extensão do pedicelo da folha, ou pecíolo), que pode atingir até 30 metros ou mais de comprimento. Em algumas samambaias arbóreas (Fig. 16.27a), tais como aquelas do gênero *Cyathea*, foram registradas alturas de mais de 24 metros e folhas com mais de 5 metros de comprimento. Apesar dos troncos destas samambaias arbóreas poderem ter 30 centímetros ou mais de espessura, seus tecidos são inteiramente de origem primária. A maior parte desse espessamento se deve ao manto de raízes fibrosas; o caule verdadeiro tem somente quatro a seis centímetros de diâmetro. O gênero herbáceo *Botrychium* (ver Fig. 16.29a) é a única samambaia atual conhecida a formar um câmbio vascular.

Em termos da estrutura e método para desenvolvimento de seus esporângios, as samambaias podem ser classificadas como **eusporangiadas** ou **leptosporangiadas** (Fig. 16.28). A distinção entre estes dois tipos de esporângios é de importância fundamental para entendimento das afinidades entre as plantas vasculares. Em um **eusporângio,** as células iniciais estão localizadas na superfície do tecido a partir do qual o esporângio é produzido. Estas células iniciais dividem-se através da formação de paredes paralelas à superfície, resultando na formação de uma série de células internas e externas. A camada de células mais externa, através de outras divisões em ambos os planos — paralelas (divisões periclinais) e perpendiculares (divisões anticlinais) à superfície — constrói a parede do esporângio com várias camadas. A camada interna dá origem a uma massa de células irregularmente orientadas a partir da qual as células-mães de esporos originam-se. Em muitos eusporângios, as camadas mais internas da parede são estendidas e comprimidas durante o curso do desenvolvimento, e assim essas paredes podem aparentemente constituir-se de uma única camada de células na maturidade. Os eusporângios, que são maiores que os leptosporângios e contêm muito mais esporos, são característicos de todas as divisões de plantas vasculares que consideramos até este ponto e das samambaias mais primitivas, incluindo os membros da ordem Ophioglossales, que discutiremos adiante.

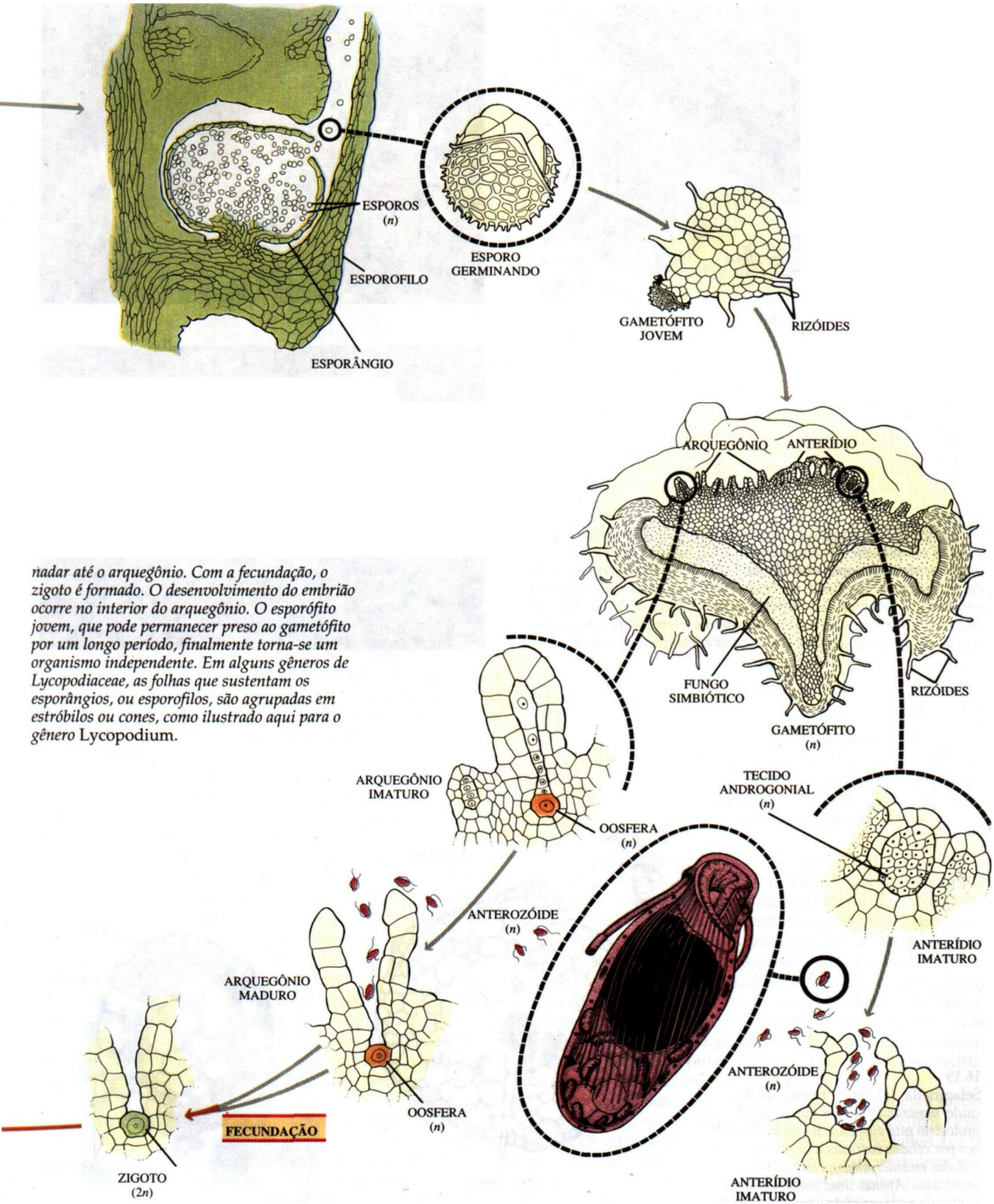
Em contraste com a origem multicelular dos eusporângios, os **leptosporângios** originam-se a partir de uma única célula superficial inicial, que se divide transversalmente ou obliquamente (Figs. 16.28 e 16.35). A mais interna das duas células produzidas por essa divisão pode ou contribuir com células que originam uma grande parte do pedicelo do esporângio ou permanecer inativa e não participar do desenvolvimento posterior do esporângio, que é a condição mais comum. Através de um padrão preciso de divisões, a célula mais externa dá origem a um elaborado esporângio pedicelado, com uma cápsula globosa que possui uma parede com uma camada de células de espessura. Do lado interno desta parede existe uma estrutura nutritiva com duas camadas de células de espessura denominada **tapete.** A massa interna do leptosporângio finalmente se diferencia em células-mães de esporos, que sofrem meiose para produzir quatro esporos cada. Após alimentar as células jovens em divisão no interior do esporângio, o tapete é depositado ao redor dos esporos, criando sulcos, espinhos e outros tipos de superfícies que são freqüentemente peculiares para cada família ou gênero. Os esporos são expostos seguindo o desenvolvimento de uma fenda no **estômio** do esporângio. Os esporângios são pedicelados, e cada um contém uma camada especial de células com paredes desigualmente espessadas denominada **ânulo.** Enquanto o esporângio seca, a contração do ânulo causa rompimento no meio da cápsula. A súbita explosão e a volta do ânulo para sua posição original resulta então em uma descarga dos esporos como se fossem atirados por uma catapulta. Nos eusporângios, os pedicelos são mais maciços e não há ânulo.

A maioria das samambaias atuais é homosporada; entre elas, a heterosporia está restrita a duas ordens de samambaias aquáticas (ver Fig. 16.36), que serão discutidas adiante. Várias samambaias extintas eram heterosporadas.

Consideraremos agora como exemplos três tipos muito diferentes de samambaias: (1) as ordens Ophioglossales e Marattiales, como exemplos de samambaias eusporangiadas; (2) Filicales, ou samambaias leptosporangiadas; e (3) as samambaias aquáticas, ordens Marsileales e Salviniales, as samambaias heterosporadas.



16.17
Ciclo de vida de Lycopodium clavatum. *As Lycopodiaceae, como Psilotum, são homosporadas e por esta razão seus ciclos de vida são similares. As meioses resultam na formação de esporos que dão origem a gametófitos bissexuados. Os gametófitos de alguns gêneros de Lycopodiaceae são subterrâneos e necessitam da presença de um fungo micorrízico ou simbiótico para o desenvolvimento normal, como mostrado aqui. A água é necessária para o anterozóide biflagelado*



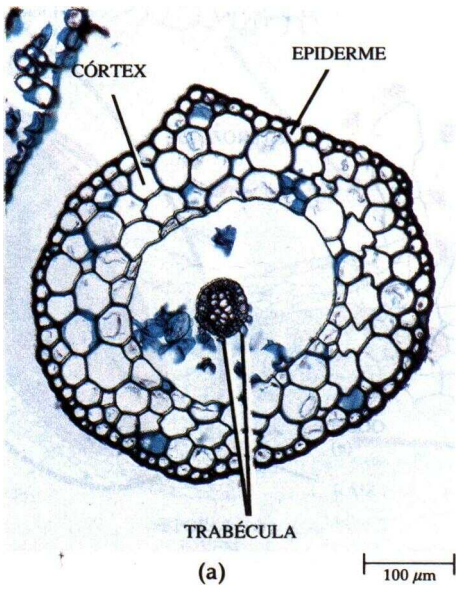
nadar até o arquegônio. Com a fecundação, o zigoto é formado. O desenvolvimento do embrião ocorre no interior do arquegônio. O esporófito jovem, que pode permanecer preso ao gametófito por um longo período, finalmente torna-se um organismo independente. Em alguns gêneros de Lycopodiaceae, as folhas que sustentam os esporângios, ou esporofilos, são agrupadas em estróbilos ou cones, como ilustrado aqui para o gênero Lycopodium.

(a)

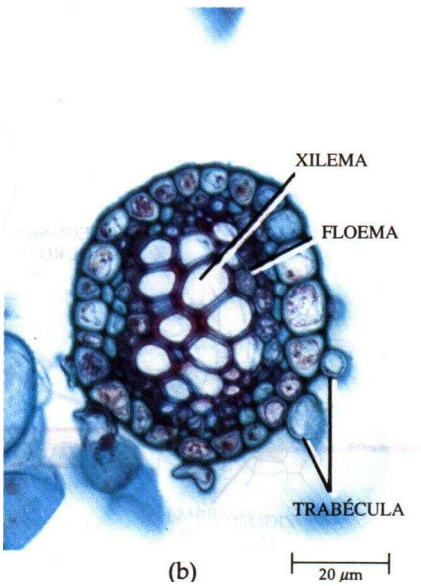
(b)

(c)

16.18
(a) Selaginella lepidophylla, resurrection plant, *uma planta que se torna completamente seca quando a água não está disponível mas rapidamente revive após uma chuva. Esta planta estava crescendo no Parque Nacional Big Bend, no Texas.* (b) Selaginella rupestris *com estróbilo.* (c) Selaginella willdenovii *dos trópicos do Velho Mundo. Amante da sombra, ela trepa até sete metros e tem folhas azul-pavão com um brilho metálico. Note os rizomas evidentemente claros.*



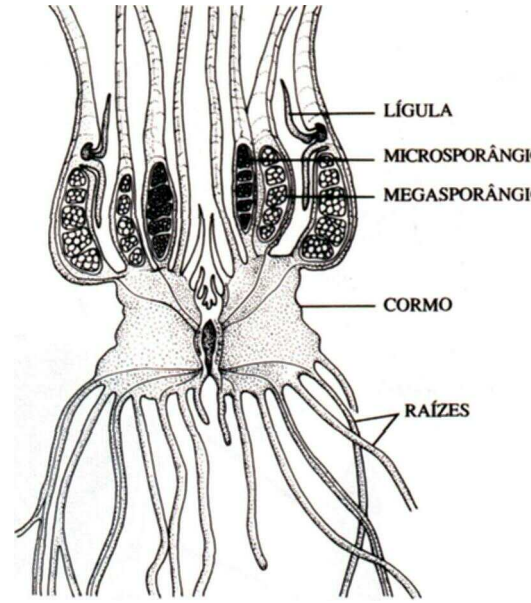
(a)



(b)

16.19
Selaginella. (a) *Seção transversal do caule, mostrando tecidos maduros. O protostelo está suspenso no meio do caule oco por células corticais alongadas (células endodérmicas), chamadas trabéculas. Apenas uma porção de cada trabécula pode ser vista aqui.* (b) *Detalhe do protostelo.*

16.20
Isoetes storkii. *Esporófito mostrando folhas em forma de cálamo, caule e raízes.*



16.21
Diagrama de uma seção longitudinal de Isoetes. *As folhas são formadas na superfície superior e as raízes na superfície inferior de um caule subterrâneo curto e suculento. Algumas folhas (megasporofilos) sustentam os megasporângios, e outras (microsporofilos) sustentam os microsporângios. Os microsporofilos estão localizados mais próximo ao centro da planta.*

SAMAMBAIAS EUSPORANGIADAS: ORDENS OPHIOGLOSSALES E MARATTIALES

Dos três gêneros da ordem Ophioglossales, *Botrychium, grape ferns* (Fig. 16.29a) e *Ophioglossum, adder's tongues* (Fig. 16.29b), são comuns nas regiões temperadas do Norte. Em ambos os gêneros, uma única folha é normalmente produzida a cada ano a partir do rizoma. Cada folha consiste em duas partes: (1) uma porção vegetativa, ou lâmina, que é profundamente decomposta em *Botrychium* e inteira na maioria das espécies de *Ophioglossum* e (2) um segmento fértil. Em *Botrychium,* o segmento fértil é decomposto da mesma forma que a porção vegetativa e forma duas fileiras de eusporângios nos segmentos mais externos. Em *Ophioglossum,* a porção fértil é inteira e origina duas fileiras de eusporângios.

Os gametófitos de *Botrychium* e *Ophioglossum* são estruturas subterrâneas, tuberosas, alongadas com numerosos rizóides; eles têm fungos endofíticos e assemelham-se aos gametófitos de Psilotophyta. Em *Botrychium,* os gametófitos geralmente possuem uma fenda dorsal na qual estão imersos os anterídios, com os arquegônios geralmente localizados ao longo das margens da fenda. Na natureza de seus gametófitos, na estrutura de suas folhas e em vários outros detalhes anatômicos, as Ophioglossales são nitidamente distintas das outras samambaias atuais. Um membro deste grupo, *Ophioglossum reticulatum,* tem o mais alto número cromossômico conhecido em qualquer organismo vivo, com o complemento diplóide de cerca de 1.260 cromossomos.

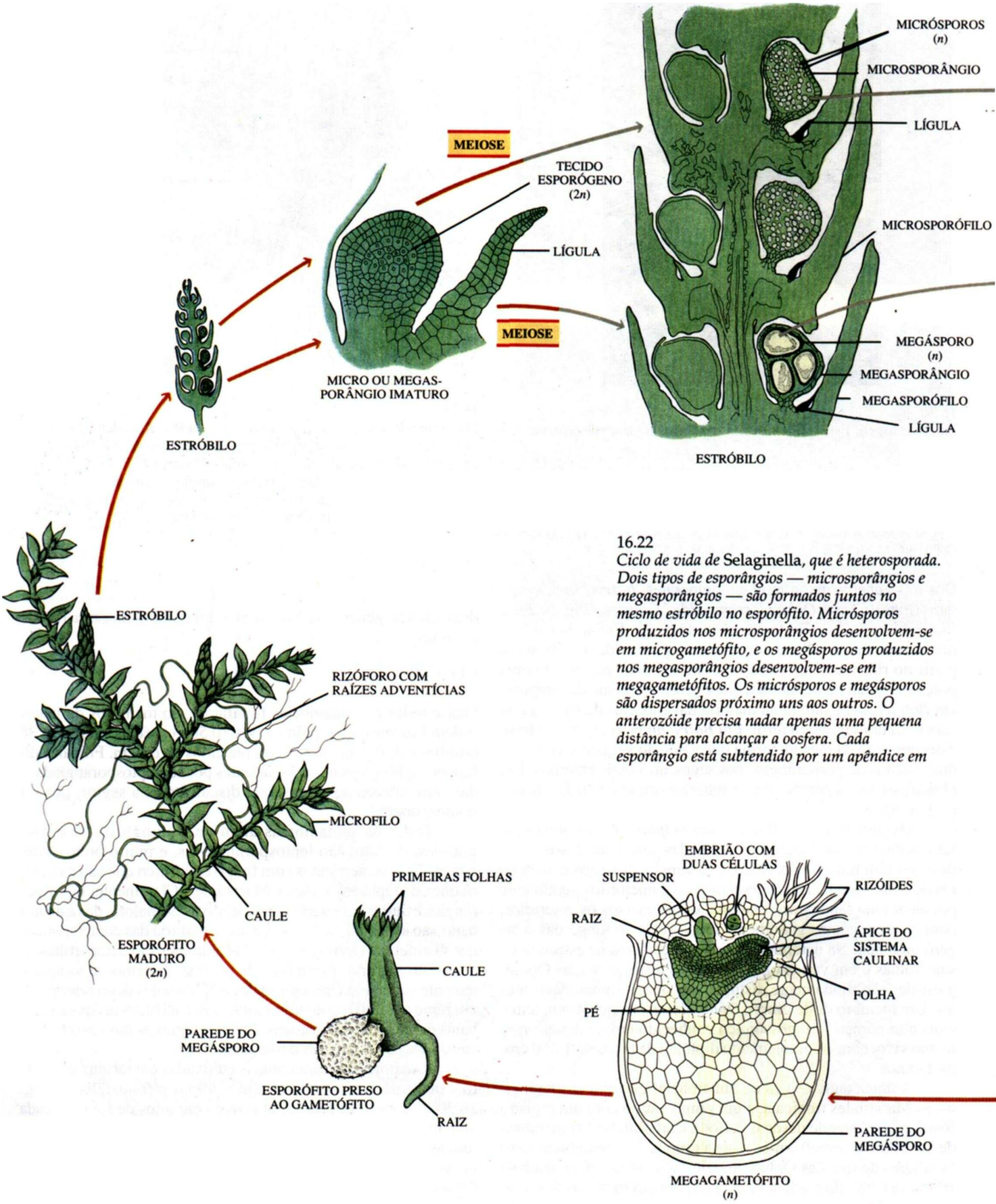
A única outra ordem de samambaias que têm eusporângios, as Marattiales tropicais, é um grupo antigo com um registro fóssil que se estende desde o Período Carbonífero. Os membros dessa ordem assemelham-se mais a grupos de samambaias mais familiares do que das Ophioglossales. *Psaronius,* a samambaia arbórea extinta ilustrada na Fig. 17.1, era um membro dessa ordem. Os seis gêneros de Marattiales atuais incluem cerca de 200 espécies.

FILICALES

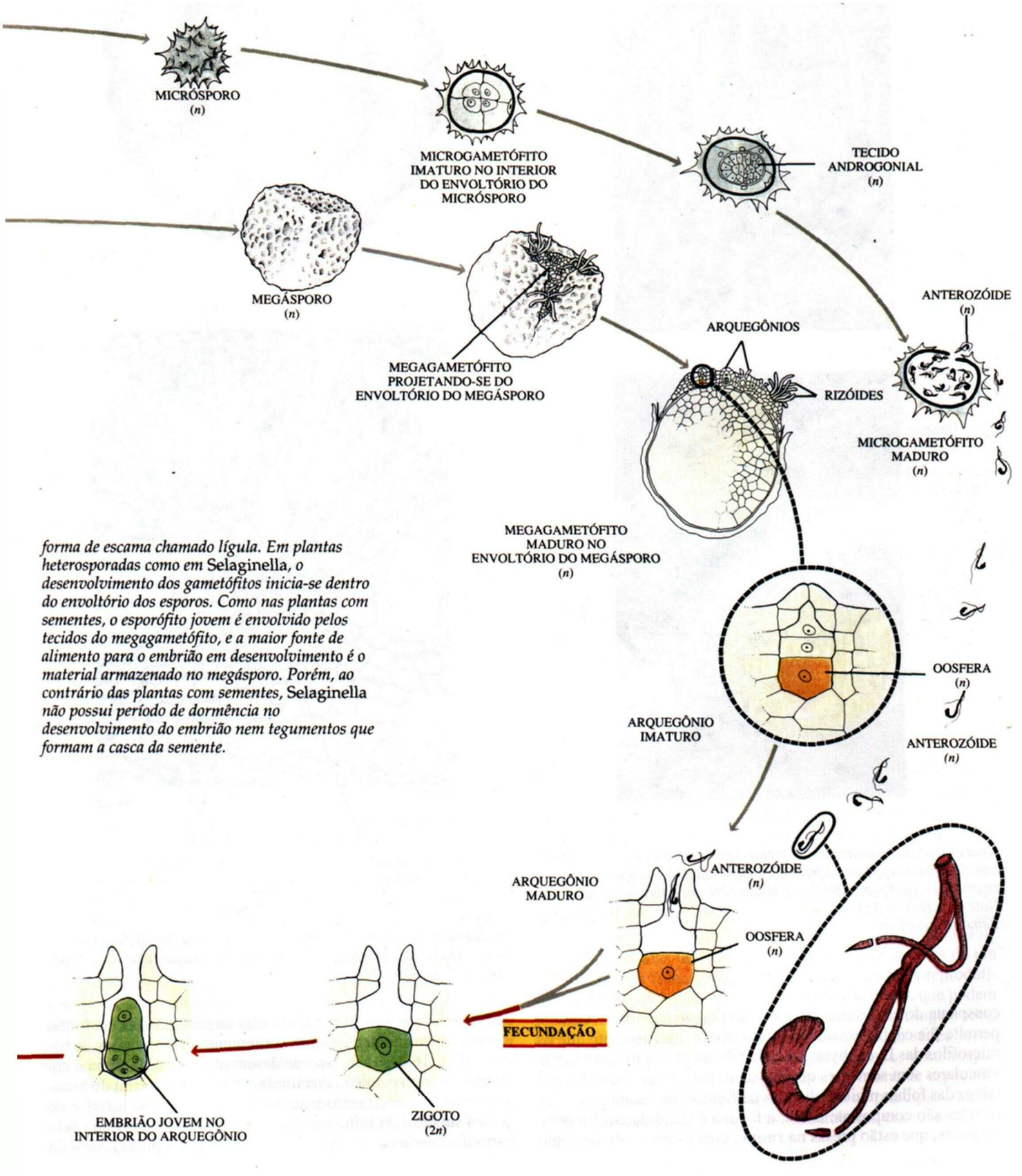
Quase todas as samambaias familiares são membros da maior ordem Filicales, com pelo menos 10.500 espécies. Cerca de 35 famílias e 320 gêneros são reconhecidos na ordem. Filicales difere de Ophioglossales e Marattiales por ser leptosporangiada, e das samambaias aquáticas, que discutiremos a seguir, por ser homosporada.

Todas as samambaias além de Ophioglossales e Marattiales, de fato, são leptosporangiadas, e muito poucas têm gametófitos subterrâneos com fungo endofítico que são característicos de Ophioglossales e Marattiales. Claramente, leptosporângios e outras características distintivas da maioria das samambaias são especializações, visto que a maioria das características que distinguem Ophioglossales e Marattiales são compartilhadas com outros grupos primitivos de plantas. Podemos conseqüentemente supor que Ophioglossales e Marattiales descenderam de um ramo evolutivo que surgiu muito cedo na história das samambaias e que estas duas ordens ilustram algumas das características do ancestral comum deste grupo.

A maioria das samambaias cultivadas em jardins e silvestres de regiões temperadas tem rizomas sifonostélicos (Fig. 16.30). Os rizomas produzem novos conjuntos de folhas a cada ano. O embrião de samambaia produz uma raiz verdadeira, porém esta rapidamente murcha, e o restante das raízes são adventícias, originando-se dos rizomas próximo à base das folhas. As folhas, ou **frondes,** são megafilos e representam a parte mais

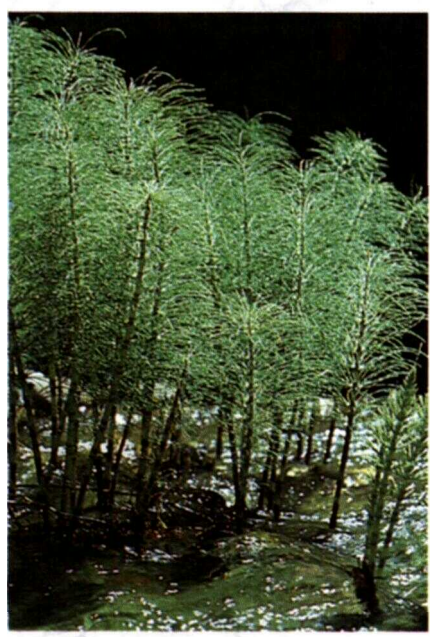


16.22
Ciclo de vida de Selaginella, *que é heterosporada. Dois tipos de esporângios — microsporângios e megasporângios — são formados juntos no mesmo estróbilo no esporófito. Micrósporos produzidos nos microsporângios desenvolvem-se em microgametófito, e os megásporos produzidos nos megasporângios desenvolvem-se em megagametófitos. Os micrósporos e megásporos são dispersados próximo uns aos outros. O anterozóide precisa nadar apenas uma pequena distância para alcançar a oosfera. Cada esporângio está subtendido por um apêndice em*



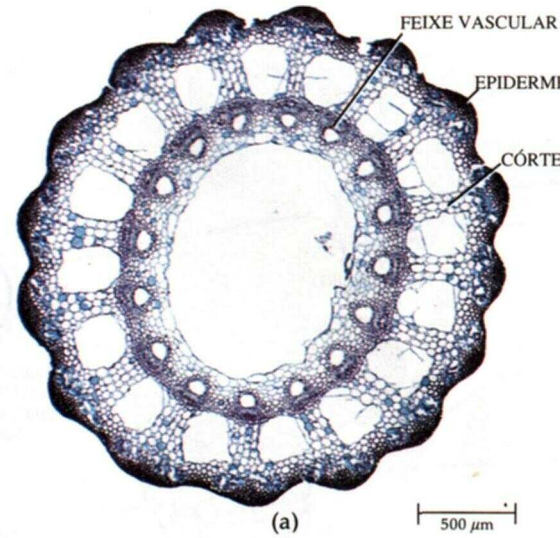
forma de escama chamado lígula. Em plantas heterosporadas como em Selaginella, *o desenvolvimento dos gametófitos inicia-se dentro do envoltório dos esporos. Como nas plantas com sementes, o esporófito jovem é envolvido pelos tecidos do megagametófito, e a maior fonte de alimento para o embrião em desenvolvimento é o material armazenado no megásporo. Porém, ao contrário das plantas com sementes,* Selaginella *não possui período de dormência no desenvolvimento do embrião nem tegumentos que formam a casca da semente.*

(a)

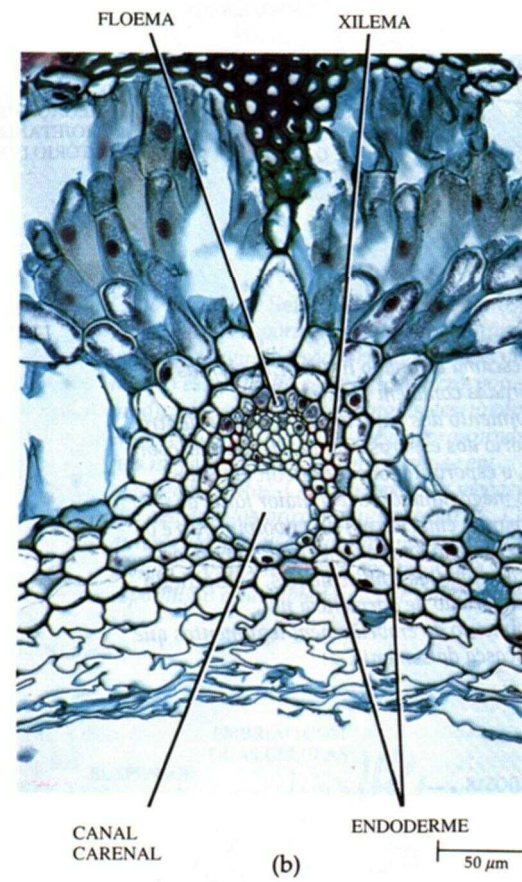


(b)

16.23
Uma espécie de Equisetum *na qual os ramos férteis basicamente não têm clorofila e são muito diferentes na aparência dos ramos vegetativos.* (a) *Ramos férteis, cada um com um estróbilo terminal. Note os verticilos de folhas em forma de escamas em cada nó.* (b) *Ramos vegetativos.*



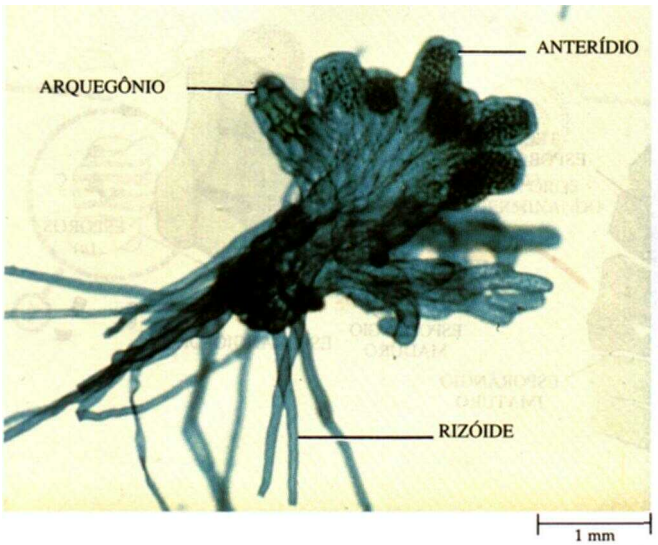
(a)



(b)

16.24
Anatomia do caule de Equisetum. (a) *Seção transversal do caule, mostrando tecidos maduros.* (b). *Detalhe do feixe vascular, mostrando xilema e floema.*

conspícua do esporófito. Sua alta proporção superfície/volume permite-lhe captar luz do sol muito mais eficientemente que os microfilos das Lycophyta. As samambaias são as únicas plantas vasculares sem sementes que possuem megafilos, com exceção talvez das folhas muito reduzidas de *Equisetum*. Comumente, as frondes são compostas; isto é, a lâmina é dividida em folíolos, ou **pinas,** que estão presas na **raque,** uma extensão do pedicelo da folha, ou pecíolo. Em quase todas as samambaias, as folhas jovens são enroladas; elas são comumente denominadas de báculos (Fig. 16.31). Este tipo de desenvolvimento da folha é conhecido como **vernação circinada.** O desenrolamento do báculo resulta do crescimento mais rápido na superfície inferior do que na superior da folha em desenvolvimento e é mediado pelo hormônio auxina (ver Cap. 25), produzido pelas pinas jovens no



16.25
Equisetum. *Gametófito bissexuado mostrando gametângios masculinos e femininos. Compare este gametófito com aquele mostrado na Fig. 15.2, uma planta fóssil da Escócia com 400 milhões de anos.*

lado interno do báculo. Esse tipo de vernação protege as delicadas extremidades das folhas embrionárias durante o desenvolvimento. Tanto os báculos quanto os rizomas são geralmente revestidos ou com tricomas ou escamas, que são apêndices epidérmicos; as características destas estruturas são importantes na classificação das samambaias.

Os esporângios de Filicales, todas homosporadas, ocorrem nas margens ou superfície inferior das folhas, em folhas especialmente modificadas ou sobre pedicelos separados. Os esporângios comumente ocorrem em agrupamentos denominados **soros** (Figs. 16.32 e 16.33), que podem aparecer como linhas, pontos ou manchas amplas, amarelas, laranjas, castanhas ou pretas sobre a superfície inferior de uma fronde. Em muitos gêneros, os soros jovens são cobertos por apêndices especializados da folha, os **indúsios,** que podem secar quando os esporângios estão maduros e prontos para dispersar seus esporos. A forma do soro, sua posição e a presença ou ausência de um indúsio são características importantes na taxonomia das Filicales.

Os esporos de samambaias Filicales dão origem a gametófitos de vida livre, bissexuados, que são freqüentemente encontrados em locais úmidos, tais como nas laterais de vasos em estufas para plantas. O gametófito caracteristicamente desenvolve-se logo em uma estrutura membranosa achatada, cordiforme, o **protalo,** com numerosos rizóides na sua superfície central inferior. Tanto os anterídios quanto os arquegônios desenvolvem-se na superfície ventral do protalo. Os anterídios geralmente aparecem primeiro e ocorrem principalmente entre os rizóides. Os arquegônios são então formados próximo à reentrância, um entalhe na extremidade anterior do gametófito. A diferença no tempo de aparecimento dos dois tipos de gametângios promove a fecundação cruzada nas samambaias. A água é necessária para o anterozóide multiflagelado nadar até as oosferas tanto em samambaias heterosporadas quanto homosporadas.

Algumas espécies de samambaias, especialmente aquelas que crescem em habitats secos, rochosos ou em desertos, reproduzem-se por esporos produzidos assexuadamente. Em vez dos 64 esporos haplóides normais, seus esporângios contêm somente 16 ou 32 esporos não reduzidos, isto é, esporos que têm o mesmo número cromossômico que a fronde que os produziu. Os esporos não reduzidos germinam, produzindo gametófitos que são normais em todos os aspectos exceto por não produzirem arquegônios nem anterídios. Uma nova folha (fronde) prolífera vegetativamente da região da reentrância do gametófito cordiforme, onde os arquegônios estariam normalmente, e cresce como um esporófito típico de samambaia. Assim, não há nenhuma diferença no número cromossômico entre as duas gerações que se alternam no ciclo de vida destas samambaias. Esse tipo de ciclo de vida, que envolve a formação de um esporófito sem a união de gametas, é denominado **apogamia.** Samambaias apogâmicas completam sua geração gametofítica muito mais rapidamente que samambaias que se reproduzem sexuadamente. Por essa razão, a apogamia é considerada como sendo favorecida em habitats secos, porque a duração do delicado estágio do gametófito — o estágio mais suscetível à dessecação — é encurtado.

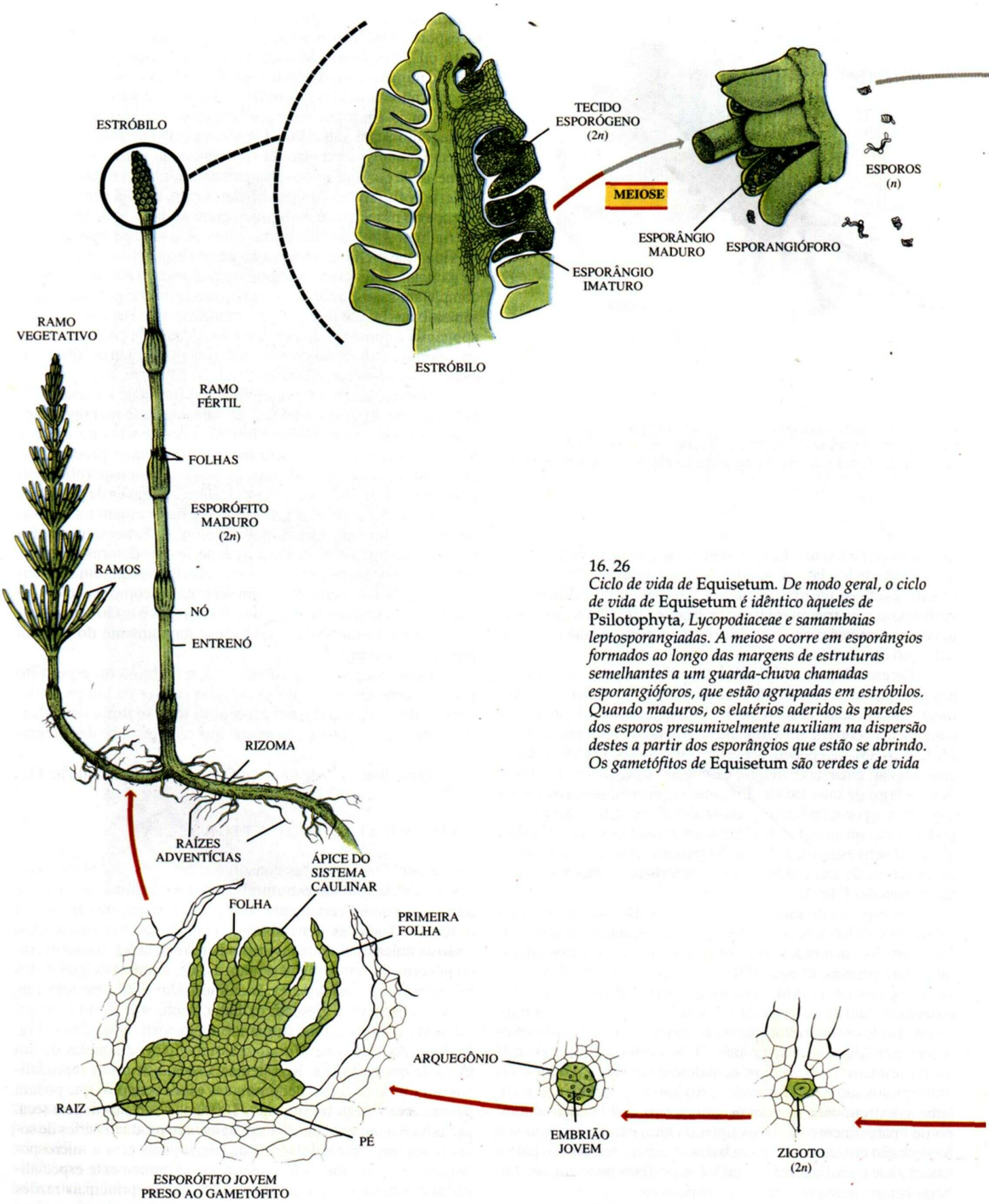
Notavelmente, os gametófitos em forma de correia ou filamentos de algumas espécies de samambaias, incluindo três gêneros com seis espécies tropicais encontrados ao sul dos Montes Apalaches, persistem mesmo sem sequer produzir esporófitos; nem foram ainda induzidos a produzir esporófitos em laboratório (Fig. 16.34). Eles reproduzem-se através de projeções vegetativas denominadas gemas, que se desprendem e são levadas pelo vento para formar novas colônias. Estas samambaias parecem distinguir-se das outras espécies produtoras de esporófitos de seus respectivos gêneros pelas diferenças em suas enzimas, e provavelmente deveriam ser tratadas como espécies distintas. Tais situações são comuns em musgos e estão sendo descobertas em samambaias muito mais amplamente do que era previamente esperado.

Cedo em seu desenvolvimento, o embrião ou esporófito jovem recebe nutrientes do gametófito através de um pé. O desenvolvimento é rápido, e o esporófito logo se torna uma planta independente, ao mesmo tempo que o gametófito desintegra-se.

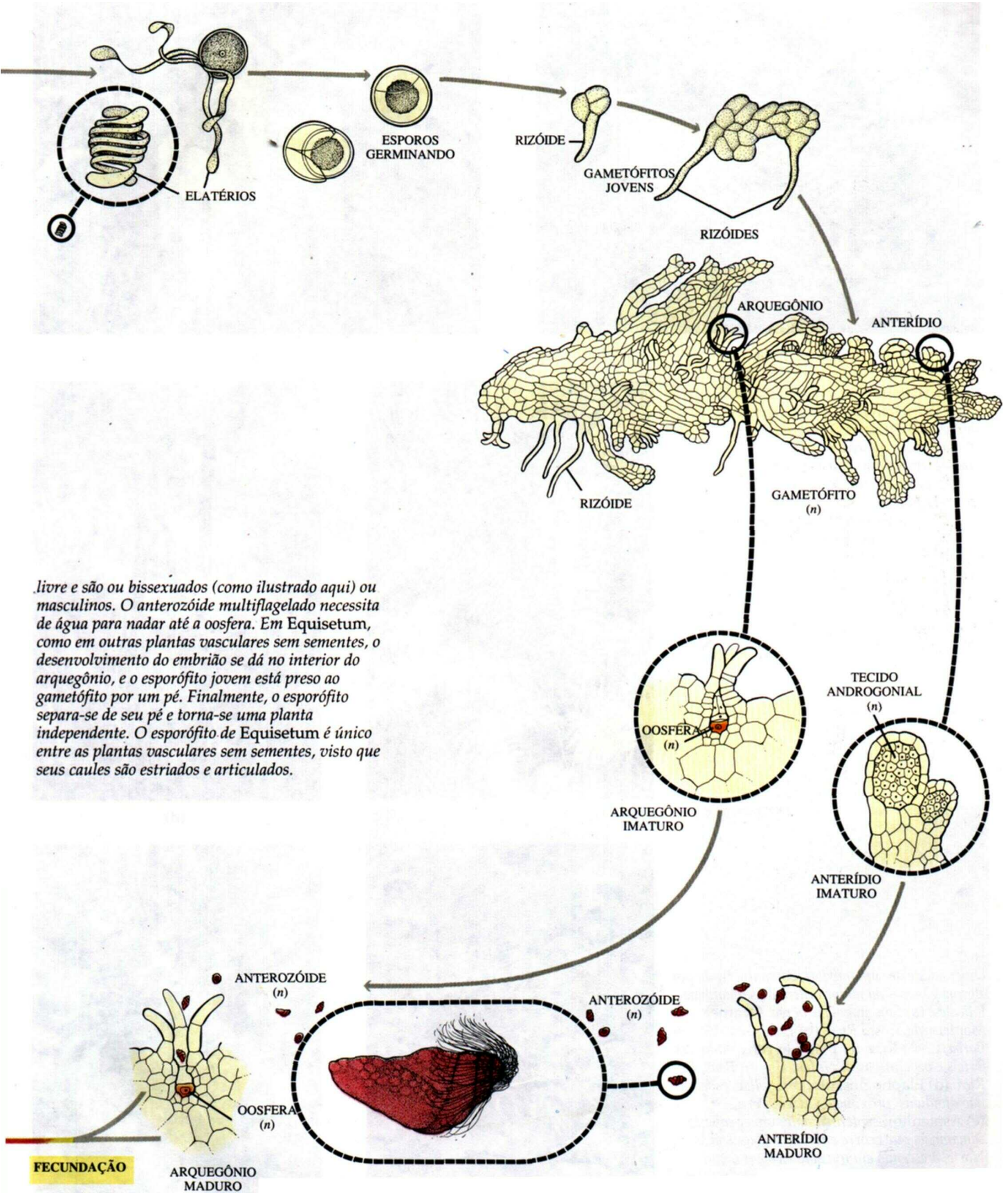
O ciclo de vida de uma das Filicales está mostrado na Fig. 16.35.

SAMAMBAIAS AQUÁTICAS

As samambaias aquáticas constituem duas ordens, Marsileales e Salviniales, que são estruturalmente muito diferentes uma da outra e que quase certamente derivaram de diferentes ancestrais terrestres. Todas as samambaias aquáticas são heterosporadas, e são as únicas samambaias atuais heterosporadas. Existem cinco gêneros de samambaias aquáticas. Os rizomas delgados dos três gêneros de Marsileales, incluindo *Marsilea* (que tem cerca de 50 espécies), crescem na lama, sobre solo úmido, ou geralmente com as folhas flutuando na superfície da água (Fig. 16.36a). As folhas de *Marsilea* assemelham-se àquelas de um trevo de quatro folhas. Resistentes à seca, estruturas reprodutivas em forma de feijão denominadas **esporocarpos,** que podem permanecer viáveis mesmo após 100 anos de armazenagem seca, germinam quando colocados em água para produzir séries de soros, cada um formando séries de megasporângios e microsporângios (Fig. 16.36b). Os gametófitos extremamente especializados e a heterosporia de Marsileales são as principais razões pelas quais reconhecemos estas samambaias em uma ordem distinta.



16. 26
Ciclo de vida de Equisetum. *De modo geral, o ciclo de vida de* Equisetum *é idêntico àqueles de* Psilotophyta, *Lycopodiaceae e samambaias leptosporangiadas. A meiose ocorre em esporângios formados ao longo das margens de estruturas semelhantes a um guarda-chuva chamadas esporangióforos, que estão agrupadas em estróbilos. Quando maduros, os elatérios aderidos às paredes dos esporos presumivelmente auxiliam na dispersão destes a partir dos esporângios que estão se abrindo. Os gametófitos de* Equisetum *são verdes e de vida*



livre e são ou bissexuados (como ilustrado aqui) ou masculinos. O anterozóide multiflagelado necessita de água para nadar até a oosfera. Em Equisetum, *como em outras plantas vasculares sem sementes, o desenvolvimento do embrião se dá no interior do arquegônio, e o esporófito jovem está preso ao gametófito por um pé. Finalmente, o esporófito separa-se de seu pé e torna-se uma planta independente. O esporófito de* Equisetum *é único entre as plantas vasculares sem sementes, visto que seus caules são estriados e articulados.*

(a)

(b)

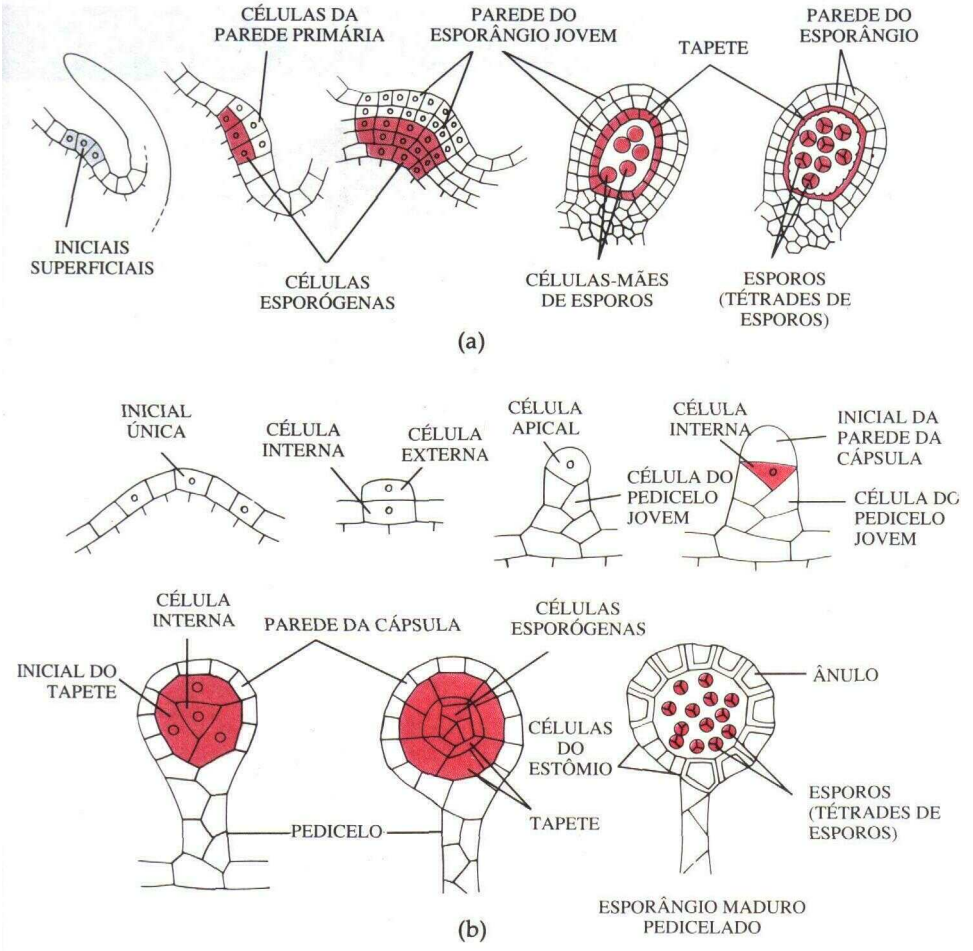
(c)

(d)

(e)

(f)

16.27
Diversidade de samambaias, como ilustrado por alguns gêneros da maior ordem de samambaia, Filicales. (a) *Samambaia arbórea,* Cyathea, *em Monteverde, Costa Rica.* (b) Lindsaea, *Volcán Barba, Costa Rica.* (c) Plagiogyria, *com folhas férteis e vegetativas distintas, Volcán Poás, Costa Rica.* (d) Elaphoglossum, *com folhas espessas não divididas, próximo a Cuzco, Peru.* (e) Asplenium *septentrionale, uma pequena samambaia que ocorre em todo o Hemisfério Norte, crescendo em um solo rico em metal próximo a uma mina de prata-chumbo no País de Gales.* (f) Polypodium polypodioides, *crescendo como epífita sobre um tronco de junípero em Arkansas.*



16.28
Desenvolvimento e estrutura de dois tipos principais de esporângios de samambaias. (a) *O eusporângio origina-se de uma série de células superficiais iniciais. Estas desenvolvem uma parede com duas ou mais camadas de espessura (embora na maturidade as camadas mais internas da parede possam ser esmagadas) e um grande número de esporos.* (b) *O leptosporângio origina-se de uma única célula inicial, que primeiro produz um pedicelo e então uma cápsula. Os leptosporângios dão origem a um número relativamente pequeno de esporos.*

(a)

(b)

16.29
Representantes de dois gêneros de Ophioglossales que ocorrem na América do Norte. (a) Botrychium parallelum. *No gênero* Botrychium *a porção vegetativa inferior da folha é dividida.* (b) *Uma espécie de* Ophioglossum. *Em* Ophioglossum *a porção inferior da folha não é dividida. Em ambos os gêneros, a porção superior, ereta e fértil da folha é fortemente distinta.*

Plantas do Carbonífero

A quantidade de dióxido de carbono usado na fotossíntese é de cerca de 100 bilhões de toneladas anualmente, aproximadamente um décimo do total de dióxido de carbono presente na atmosfera. A quantidade de dióxido de carbono que retorna como resultado da oxidação desta matéria viva é aproximadamente a mesma, diferindo somente por 1 parte em 10.000. Este desequilíbrio muito leve é causado pelo soterramento de organismos em sedimentos ou lama sob condições onde o oxigênio não está presente e a decomposição é apenas parcial. Este acúmulo de material vegetal parcialmente decomposto é conhecido por turfa (Cap. 15). A turfa pode eventualmente ser coberta por rochas sedimentares e assim ser colocada sob pressão. Dependendo do tempo, temperatura e outros fatores, a turfa pode ser comprimida transformando-se em carvão macio ou duro, um dos chamados combustíveis fósseis.

Durante certos períodos da história da Terra, a taxa de formação de combustível fóssil foi maior que em outros períodos. Uma destas épocas foi o Período Carbonífero, que se estendeu de 360 a 286 milhões de anos atrás (ver Figs. 16.10 e 17.1). As terras eram baixas, cobertas por mares rasos ou pântanos, e, onde estão agora as regiões temperadas da Europa e América do Norte, as condições eram favoráveis para que as plantas crescessem durante o ano inteiro. Estas regiões eram tropicais a subtropicais, com a linha do equador passando através dos Montes Apalaches, sobre o norte da Europa e através da Ucrânia. Cinco grupos de plantas dominavam as terras pantanosas, e três delas eram plantas vasculares sem sementes — Lycophyta, Sphenophyta (Calamites) e samambaias. Os outros dois grupos eram gimnospermas — Pteridospermales e Cordaitales.

Lycophyta Arbóreas

Dois terços da "Idade do carvão" no Carbonífero Superior (Pennsylvaniano) foram dominados pelas Lycophyta arbóreas, a maioria das quais crescia até alturas de 10 a 35 metros e eram esparsamente ramificadas (a). Após a planta atingir mais da metade da sua altura total, o tronco ramificava-se dicotomicamente. A ramificação sucessiva produzia progressivamente ramos menores até, finalmente, os tecidos dos ápices dos ramos perderem a habilidade de crescer. Os ramos produziam longos microfilos. As Lycophyta arbóreas eram fortemente sustentadas por uma periderme massiva envolvendo uma quantidade de xilema relativamente pequena.

Como *Selaginella* e *Isoetes,* as Lycophyta arbóreas eram heterosporadas, e seus esporofilos eram agregados em cones. Algumas destas árvores produziam estruturas semelhantes a sementes.

Quando as terras pantanosas começaram a secar e o clima na Euroamérica começou a mudar no final do Período Carbonífero, as Lycophyta arbóreas desapareceram quase que da noite para o dia, geologicamente falando. Lycophyta herbáceas basicamente similares aos *Lycopodium* e *Selaginella,* existentes no Período Carbonífero, e representantes de alguns deles sobreviveram até o presente; existem 15 gêneros atuais.

(a) *Uma das árvores dominantes do período Carbonífero Superior era a* Lycophyta Lepidodendron, *algumas das quais cresciam até a altura de 40 metros ou mais.*

Calamites

Calamites, ou cavalinhas gigantes, eram plantas de proporções arbóreas, atingindo alturas de 18 metros ou mais (ver Fig. 17.1). Como o corpo vegetal de *Equisetum,* o de Calamites consistia em uma porção aérea e em um sistema de rizoma subterrâneo. Além disso, as folhas e os ramos eram verticilados nos nós. Mesmo os caules eram marcadamente semelhantes àqueles de *Equisetum,* exceto pela presença de xilema secundário em Calamites, que contribuía na maior parte para o grande diâmetro dos caules (troncos com até 33 cm de diâmetro). Os Calamites, dos quais existiram um certo número de gêneros, são agora considerados como pertencentes à mesma ordem do gênero vivente *Equisetum.*

Os apêndices férteis, ou esporangióforos, dos Calamites eram agregados em cones. Embora a maioria fosse homosporada, umas poucas cavalinhas gigantes eram heterosporadas. Ao contrário da maioria das Lycophyta arbóreas, as cavalinhas gigantes sobreviveram ao Período Carbonífero e foram abundantes no Permiano.

(b) *Um dos mais interessantes de todos os grupos de gimnospermas são as Pteridospermales, um grande grupo de plantas primitivas que produziam sementes que apareceram no Período Devoniano Superior e floresceram por cerca de 125 milhões de anos. Os vestígios dessas plantas bizarras são comuns nas rochas do Período Carbonífero e são bem conhecidas dos paleobotânicos há um século ou mais. Suas partes vegetativas são tão parecidas às de samambaia que por muitos anos elas eram agrupadas com estas. Este desenho é uma reconstrução da Pteridospermales do Carbonífero* Medullosa noei. *A planta tinha cerca de 5 metros de altura.*

(c) *Ápice de um ramo jovem da conífera primitiva* Cordaites, *com folhas longas, semelhantes a fitas.*

Samambaias

Muitas das samambaias representadas no registro fóssil são reconhecidas como membros de famílias primitivas de samambaias atuais. A "Idade das Samambaias" no Período Carbonífero Superior foi dominado por samambaias arbóreas como *Psaronius*, uma Marattiales — um grupo eusporangiado. Com até 8 metros de altura, *Psaronius* possuía um estelo que se expandia em direção ao ápice; o estelo era coberto na parte de baixo por raízes adventícias, que tinham um papel-chave na sustentação da planta. O caule de *Psaronius* terminava em um agregado de grandes frondes pinadas (ver Fig. 17.1).

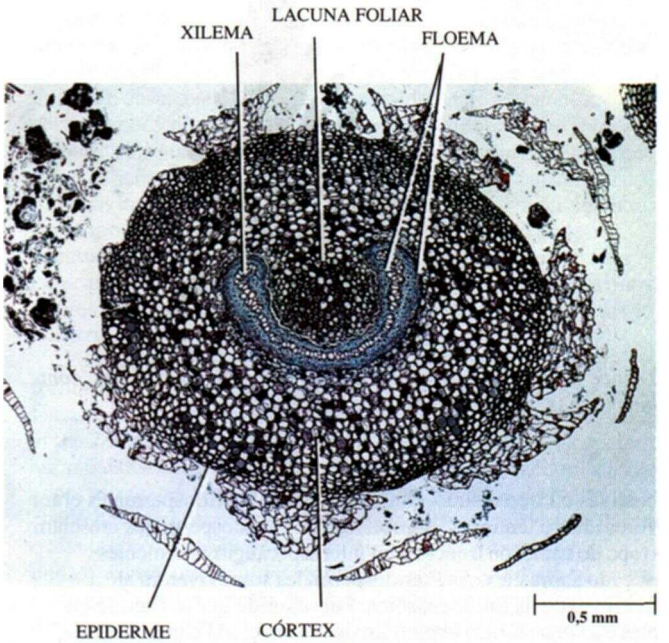
Plantas com Semente

Os dois grupos remanescentes que dominaram as terras baixas tropicais da Euroamérica foram as Pteridospermales e Cordaites. Vestígios de Pteridospermales são comuns nas rochas do Período Carbonífero (b). Suas grandes frondes pinadas eram tão semelhantes à de samambaias que estas plantas foram consideradas por um longo tempo como samambaias. Então, em 1905, F.W. Oliver e D.H. Scott demonstraram que estas plantas produziam sementes e portanto eram gimnospermas. Muitas espécies eram pequenas, arbustivas ou trepadeiras. Outras prováveis Pteridospermales eram árvores altas e lenhosas. As frondes das Pteridospermales cresciam no topo do caule, ou tronco, com microsporângios e sementes nascendo sobre eles. As Pteridospermales sobreviveram até a primeira parte da Era Mesozóica. Foi sugerido que as Pteridospermales e as pteridófitas evoluíram de um ancestral comum, mas a Fig. 16.8 mostra uma hipótese mais provável.

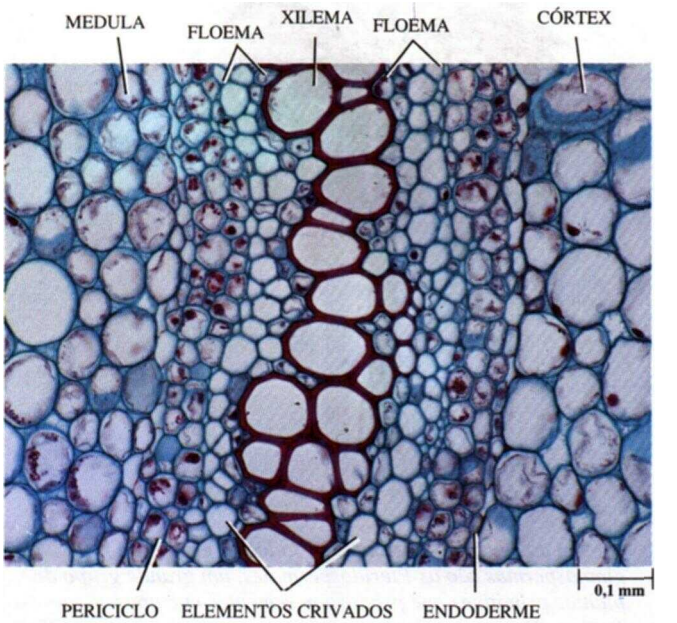
As Cordaites eram amplamente distribuídas durante o Período Carbonífero tanto em pântanos como em ambientes mais secos. Embora alguns membros da ordem fossem arbustos, muitos eram árvores altas (15 a 30 metros), bastante ramificadas que formavam extensas florestas. Suas folhas longas (até 1 metro), em forma de fita, eram dispostas espiraladamente no ápice dos ramos mais jovens (c). O centro do caule era ocupado por uma grande medula, e um câmbio vascular dava origem a um cilindro completo de xilema secundário. O sistema radicular, localizado na base da planta, também continha xilema secundário. Estas plantas produziam estróbilos com pólen e estruturas semelhantes a estróbilos que continham as sementes em ramos separados. As Cordaites foram também abundantes no Período Permiano (286 a 248 milhões de anos atrás), o período mais seco e mais frio que seguiu o Período Carbonífero.

Concluindo

As plantas dominantes dos pântanos de carvão do Período Carbonífero na Euroamérica, as Lycophyta arbóreas, se tornaram extintas antes do Permiano, uma época de aumento de seca tropical e extensivas glaciações temperadas a polares. Apenas os parentes herbáceos das Lycophyta arbóreas e cavalinhas do Período Carbonífero continuaram a prosperar e existem atualmente, como ocorreu em várias famílias de samambaias que apareceram no Período Carbonífero. Tanto as Pteridospermales como as Cordaites acabaram desaparecendo. Apenas um grupo de gimnospermas do Carbonífero, as coníferas (um grupo não dominante na época), sobreviveu e continuou a produzir novos tipos durante o Período Permiano. As coníferas atuais serão discutidas em detalhe no Cap. 17.



(a)



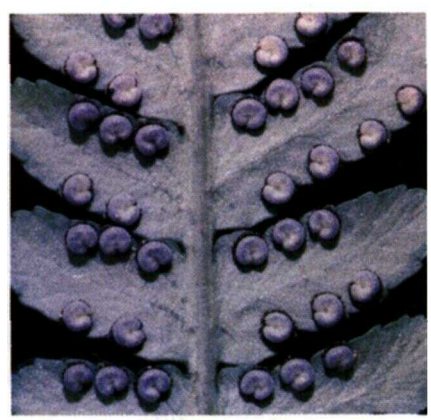
(b)

16.30
Anatomia dos rizomas de samambaias. (a) Adiantum, *ou avenca. Seção transversal do rizoma mostrando o sifonostelo. Note a ampla lacuna foliar.* (b) *Seção transversal de parte da região vascular de um rizoma de uma samambaia arborescente* Dicksonia. *O floema é composto principalmente de elementos crivados; o xilema é composto inteiramente de traqueídes.*

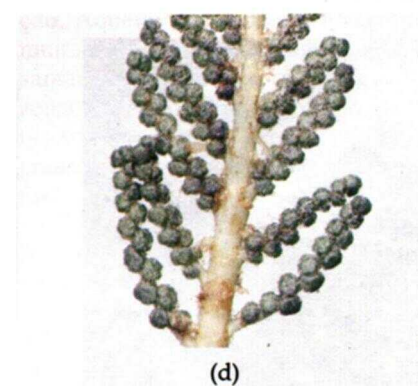
16.31
Báculos de ostrich fern (Matteuccia struthiopteris). *Báculos de* ostrich fern *são colhidos comercialmente na Nova Inglaterra e Nova Brunswick; eles são comercializados frescos, enlatados e congelados. Estes báculos têm um sabor semelhante ao de aspargo fresco. Os báculos de algumas samambaias são considerados tóxicos, mas estes de* ostrich fern, *que podem ser colhidos quando apresentam menos de 15 centímetros de comprimento, parecem ser perfeitamente seguros para o consumo humano. A* ostrich fern *é a samambaia mais amplamente cultivada em torno das fundações das casas no leste dos Estados Unidos e Canadá.*

(a)

(b)

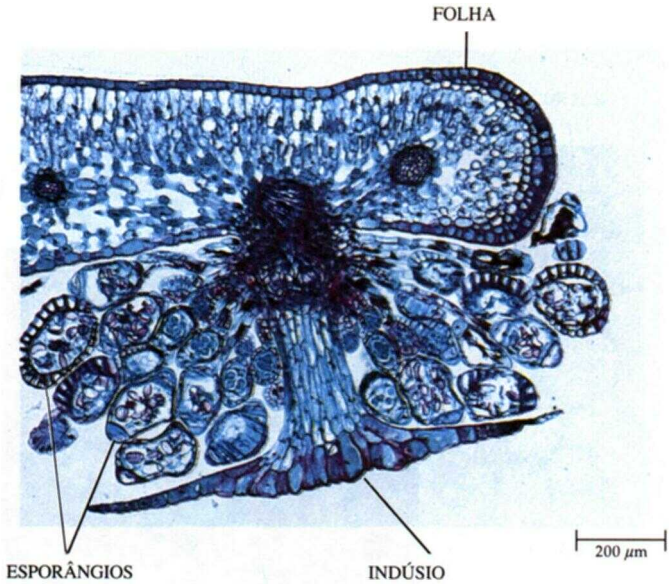


(c)

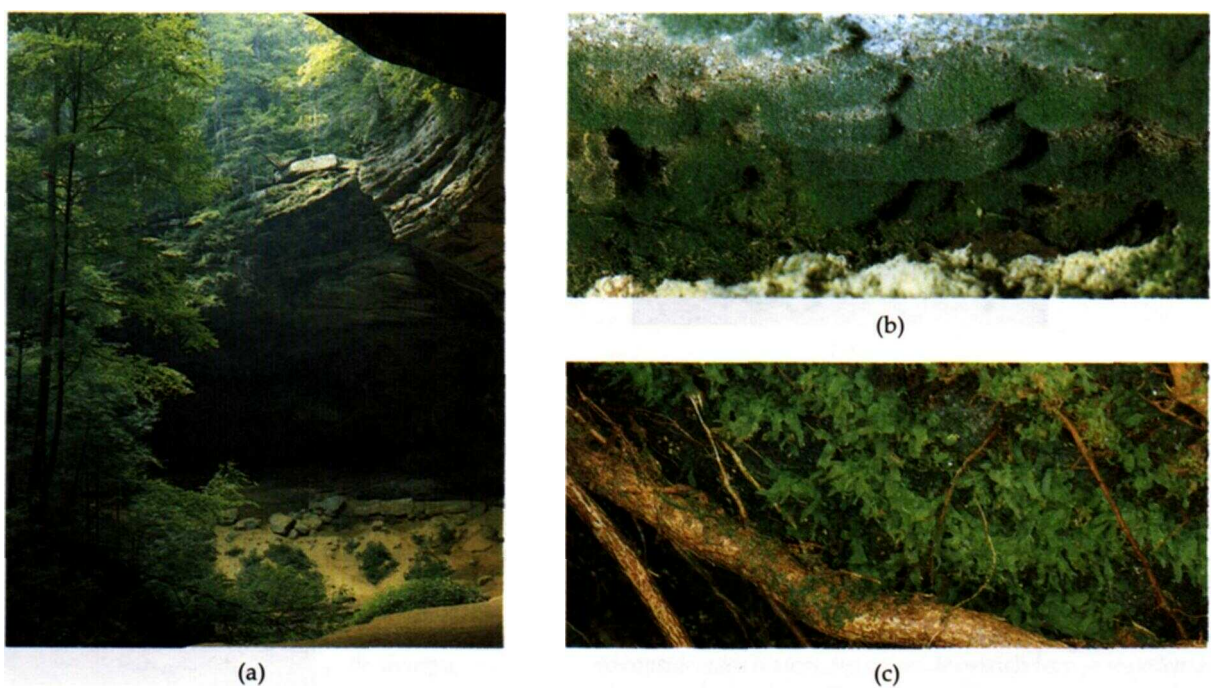


(d)

16.32
Soros são agrupamentos de esporângios sobre o lado inferior das folhas das samambaias. (a) *Em* Dennstaedtia punctilobula *e outras samambaias deste gênero, os soros são nus.* (b) *Na* bracken fern (Pteridium aquilinum) *mostrada aqui, assim como nas avencas (Adiantum), os soros estão localizados ao longo das margens das lâminas das folhas, que são revolutas.* (c) *Na* evergreen wood fern (Dryopteris marginalis), *os soros, que também estão localizados próximo da superfície da lâmina da folha, são completamente cobertos por um indúsio em forma de rim.* (d) *Em* Onoclea sensibilis, *os soros são envolvidos pelos lobos globulares da pina (folíolos) e por essa razão não são visíveis. Após o inverno os lobos separam-se levemente, e os esporos são liberados no início da primavera, freqüentemente sobre a neve.*



16.33
Cyrtomium falcatum, *uma samambaia homosporada. Seção transversal da folha, mostrando um soro na superfície inferior. Os esporângios estão em diferentes estágios de desenvolvimento e protegidos por um indúsio em forma de guarda-chuva.*



16.34
Em algumas samambaias das mais diversas partes do mundo, os gametófitos reproduzem-se assexuadamente e são persistentes; não são formados esporófitos nem em condições naturais nem em laboratório. Estas fotografias mostram dois dos três gêneros de samambaias conhecidos no leste dos Estados Unidos que apresentam este hábito. (a) *Habitat típico dos gametófitos persistentes de* Vittaria *e* Trichomanes, *Ash Cave, Condado de Hocking, Ohio.* (b) *Gametófitos de* Trichomanes, *Condado de Lancaster, Pensilvânia.* (c) *Gametófito de* Vittaria, *Condado de Franklin, Alabama.*

Os dois gêneros de Salviniales, *Azolla* (ver Fig. 27.15) e *Salvinia* (Fig. 16.36c), são plantas pequenas que flutuam na superfície da água. Ambos os gêneros produzem seus esporângios em esporocarpos que são completamente diferentes em estrutura daqueles de Marsileales. Em *Azolla,* as pequeníssimas folhas bilobadas, aglomeradas, são formadas em caules delgados. Uma bolsa que se forma no lobo superior, fotossintético, de cada folha é habitada por colônias de *Anabaena azollae,* uma cianobactéria; o lobo menor, inferior, de cada folha é geralmente quase incolor. Devido à habilidade de *Anabaena* fixar nitrogênio, *Azolla* é importante na manutenção da fertilidade de plantações de arroz e de determinados ecossistemas naturais. As folhas inteiras de *Salvinia,* que têm até 2 centímetros de comprimento, são formadas em verticilos de três sobre o rizoma flutuante. Uma das três folhas pende abaixo da superfície da água e é altamente decomposta, assemelhando-se a uma massa de raízes esbranquiçadas. Estas "raízes", todavia, formam os esporângios, o que revela que elas são realmente folhas. As duas folhas superiores flutuam sobre a água; elas são cobertas por tricomas que impedem que sua superfície fique molhada e por isso as folhas flutuam de volta à superfície se forem temporariamente submersas.

Resumo

As plantas vasculares contêm xilema e floema e exibem uma alternância de gerações na qual o esporófito é a fase dominante e nutricionalmente independente.

Os corpos de muitas plantas vasculares consistem inteiramente em tecidos primários. Atualmente, o crescimento secundário está confinado principalmente às plantas com sementes, embora tenha ocorrido em vários grupos fósseis não relacionados de plantas vasculares sem sementes. Os tecidos vasculares primários e tecidos fundamentais associados exibem três arranjos básicos: (1) O protostelo, que consiste em um centro sólido de tecido vascular; (2) o sifonostelo, que contém uma medula circundada pelo tecido vascular; e (3) o eustelo, que consiste em um sistema de feixes circundando uma medula, com os feixes separados um do outro pelo tecido fundamental.

As raízes evoluíram de porções subterrâneas do corpo primitivo da planta. As folhas originaram-se através de mais de um caminho. Microfilos, folhas com uma única nervura cujos traços foliares não estão associados com lacunas foliares, evoluíram como apêndices laterais superficiais do caule. Eles estão associados com protostelos e são característicos das Lycophyta. Megafilos, folhas com venação complexa e traços foliares associados com lacunas foliares evoluíram de sistemas de ramos. Os megafilos estão associados com sifonostelos e eustelos.

As plantas vasculares são homosporadas ou heterosporadas. As plantas vasculares homosporadas produzem somente um tipo de esporo, que dá origem geralmente a um gametófito bissexuado. As plantas heterosporadas produzem micrósporos e megásporos, que germinam e dão origem a gametófitos masculinos e gametófitos femininos, respectivamente. Os gametófitos de plantas heterosporadas são muito reduzidos em tamanho, comparados com aqueles das plantas homosporadas. Na história das plantas vasculares, a heterosporia evoluiu várias vezes. Tem sido uma longa tendência evolutiva contínua, em direção à redução no tamanho e complexidade do gametófito, que culminou nas angiospermas. As plantas vasculares sem sementes têm arquegônios e anterídios; os arquegônios desapareceram em quase todas as gimnospermas, e tanto os arquegônios quanto os anterídios desapareceram nas angiospermas.

As plantas vasculares existem há pelo menos 430 milhões de anos; as primeiras sobre as quais sabemos muitos detalhes estruturais pertencem à divisão Rhyniophyta, os fósseis mais antigos que são do período Siluriano Médio, cerca de 420 milhões de anos atrás. O corpo das Rhyniophyta e outras plantas contemporâneas eram eixos simples, dicotomicamente ramificados, desprovidos de raízes e folhas. Com a especialização evolutiva, diferenças morfológicas e fisiológicas surgiram entre as várias partes do corpo da planta, ocasionando a diferenciação de raiz, caule e folha.

As plantas vasculares sem sementes atuais são classificadas em quatro divisões: as Psilotophyta (*Psilotum* e *Tmesipteris*), as Lycophyta (que inclui Lycopodiaceae, *Selaginella* e *Isoetes*), as Sphenophyta (*Equisetum*) e as Pterophyta (samambaias). A maioria das plantas vasculares sem sementes são homosporadas. A heterosporia é exibida por *Selaginella*, *Isoetes* e samambaias aquáticas.

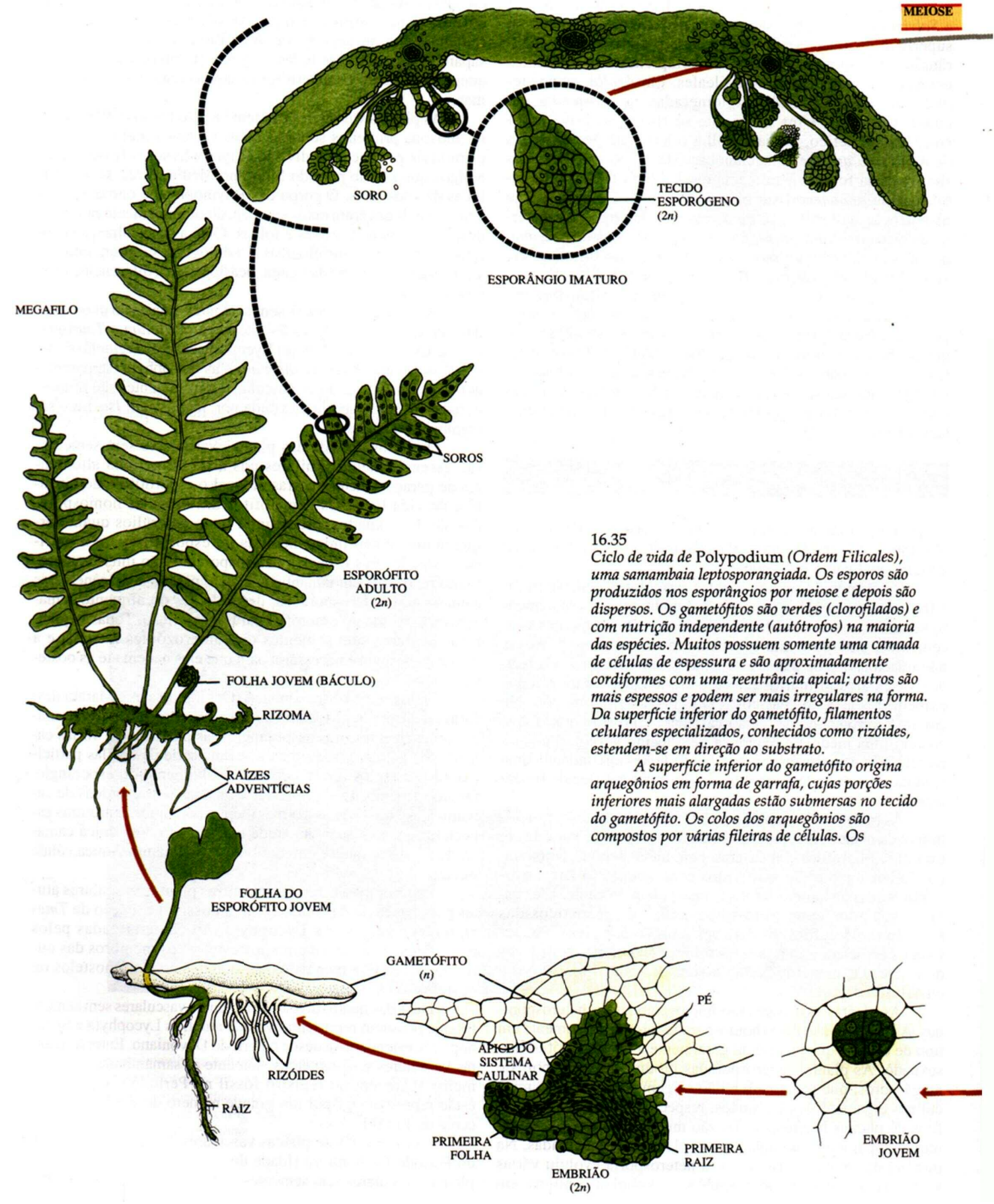
Os ciclos de vida das plantas vasculares sem sementes são essencialmente similares uns aos outros: uma alternância de gerações heteromorfas na qual o esporófito é dominante e de vida livre. Os gametófitos das espécies homosporadas são bissexuados, produzindo tanto anterídios quanto arquegônios, e são independentes do esporófito para a nutrição. Aqueles das espécies heterosporadas são unissexuados, muito reduzidos em tamanho e, exceto para poucos gêneros de samambaias heterosporadas, dependentes do alimento armazenado derivado do esporófito para sua nutrição. Todas as plantas vasculares sem sementes têm anterozóides móveis, e a presença de água é necessária para que eles nadem até as oosferas.

Duas ordens de samambaias (Ophioglossales e Marattiales) formam eusporângios, como aqueles de outras plantas vasculares sem sementes; nos eusporângios, as paredes têm várias camadas de células em espessura, e uma série de células participam dos estágios iniciais do desenvolvimento do esporângio. Outras samambaias — Filicales e as duas outras ordens de samambaias aquáticas — formam leptosporângios, estruturas especializadas nas quais a parede consiste em uma única camada de células e que se desenvolve a partir de uma única célula inicial.

Psilotophyta diferem das outras plantas vasculares atuais pela ausência de folhas (com a possível exceção de *Tmesipteris*) e raízes. As Lycophyta são caracterizadas pelos microfilos, associados com protostelos; os membros das outras divisões têm megafilos, associados com sifonostelos ou eustelos.

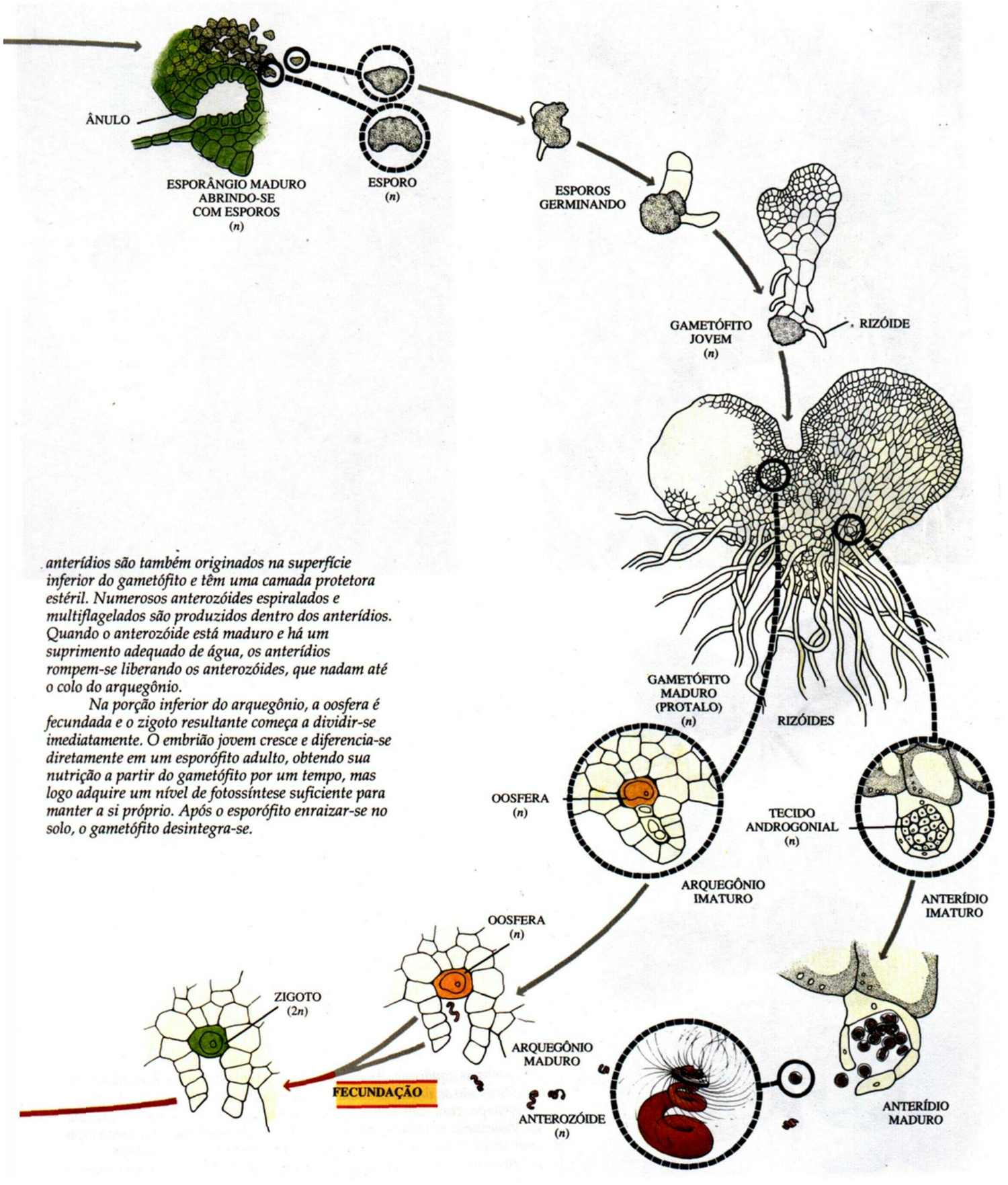
Duas das quatro divisões de plantas vasculares sem sementes que possuem representatividade atual, as Lycophyta e Sphenophyta, estendem-se desde o Período Devoniano. Entre as plantas vasculares sem sementes, somente as samambaias, que primeiro aparecem no registro fóssil no Período Carbonífero, estão representadas por um grande número de espécies atuais, cerca de 11.000.

Cinco grupos de plantas vasculares dominaram os brejos do Período Carbonífero (Idade do Carvão), e três deles foram plantas vasculares sem sementes — Lycophyta, Sphenophyta e



16.35
Ciclo de vida de Polypodium *(Ordem Filicales), uma samambaia leptosporangiada. Os esporos são produzidos nos esporângios por meiose e depois são dispersos. Os gametófitos são verdes (clorofilados) e com nutrição independente (autótrofos) na maioria das espécies. Muitos possuem somente uma camada de células de espessura e são aproximadamente cordiformes com uma reentrância apical; outros são mais espessos e podem ser mais irregulares na forma. Da superfície inferior do gametófito, filamentos celulares especializados, conhecidos como rizóides, estendem-se em direção ao substrato.*

A superfície inferior do gametófito origina arquegônios em forma de garrafa, cujas porções inferiores mais alargadas estão submersas no tecido do gametófito. Os colos dos arquegônios são compostos por várias fileiras de células. Os

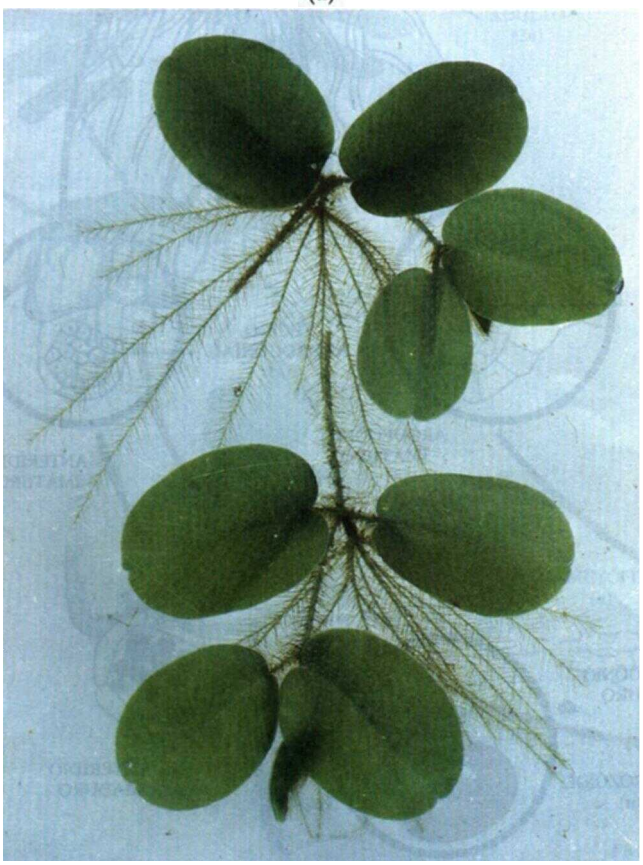


anterídios são também originados na superfície inferior do gametófito e têm uma camada protetora estéril. Numerosos anterozóides espiralados e multiflagelados são produzidos dentro dos anterídios. Quando o anterozóide está maduro e há um suprimento adequado de água, os anterídios rompem-se liberando os anterozóides, que nadam até o colo do arquegônio.

Na porção inferior do arquegônio, a oosfera é fecundada e o zigoto resultante começa a dividir-se imediatamente. O embrião jovem cresce e diferencia-se diretamente em um esporófito adulto, obtendo sua nutrição a partir do gametófito por um tempo, mas logo adquire um nível de fotossíntese suficiente para manter a si próprio. Após o esporófito enraizar-se no solo, o gametófito desintegra-se.

(a)

(b)



(c)

16.36
Samambaias aquáticas. As duas ordens bastante distintas de samambaias aquáticas são as únicas samambaias heterosporadas atuais. (a) Marsilea polycarpa, *com suas folhas flutuantes na superfície da água, fotografada na Venezuela.* (b) Marsilea, *mostrando a germinação de um esporocarpo, com séries de soros. Cada soro contém uma série de megasporângios e microsporângios.* (c) Salvinia *com duas folhas flutuantes e uma composta, submersa em cada nó. Estes dois gêneros são representantes das ordens Marsileales e Salviniales, respectivamente.*

samambaias. Os outros dois grupos eram gimnospermas — as Pteridospermales e as Cordaites.

Sugestão para Leituras Adicionais

Banks, Harlan P.: *Evolution and Plants of the Past,* Wadsworth Publishing Co., Inc., Belmont, Calif., 1970.*

Uma introdução à evolução das plantas como é revelado pelo registro fóssil.

Camus, Josephine M., A. Clive Jermy, and Barry A. Thomas: *A World of Ferns,* Natural History Museum Publications, London, 1991.

Uma compilação excepcionalmente bonita de samambaias.

Gensel, Patricia G., and Henry N. Andrews: *Plant Life in the Devonian,* Praeger Publishers, New York, 1984.

Esse livro avançado traça o que é conhecido sobre as primeiras plantas vasculares no período de sua evolução mais ativa.

Gensel, Patricia G., and Henry N. Andrews: "Evolution of Early Land Plants," *American Scientist* 75:478-489, 1987.

Um excelente artigo belissimamente ilustrado sobre as primeiras plantas.

Gifford, Ernest M., and Adriance S. Foster: *Morphology and Evolution of Vascular Plants,* 3d ed., W.H. Freeman and Company, New York, 1989.

Uma compilação geral, bem organizada, das plantas vasculares, contendo muito material interpretativo.

Lellinger, David B.: *A Field Manual of the Ferns & Fern-Allies of the United States and Canada,* Smithsonian Institution Press, Washington, D.C., 1985.

Um guia amplamente ilustrado e abrangente destas plantas fascinantes.

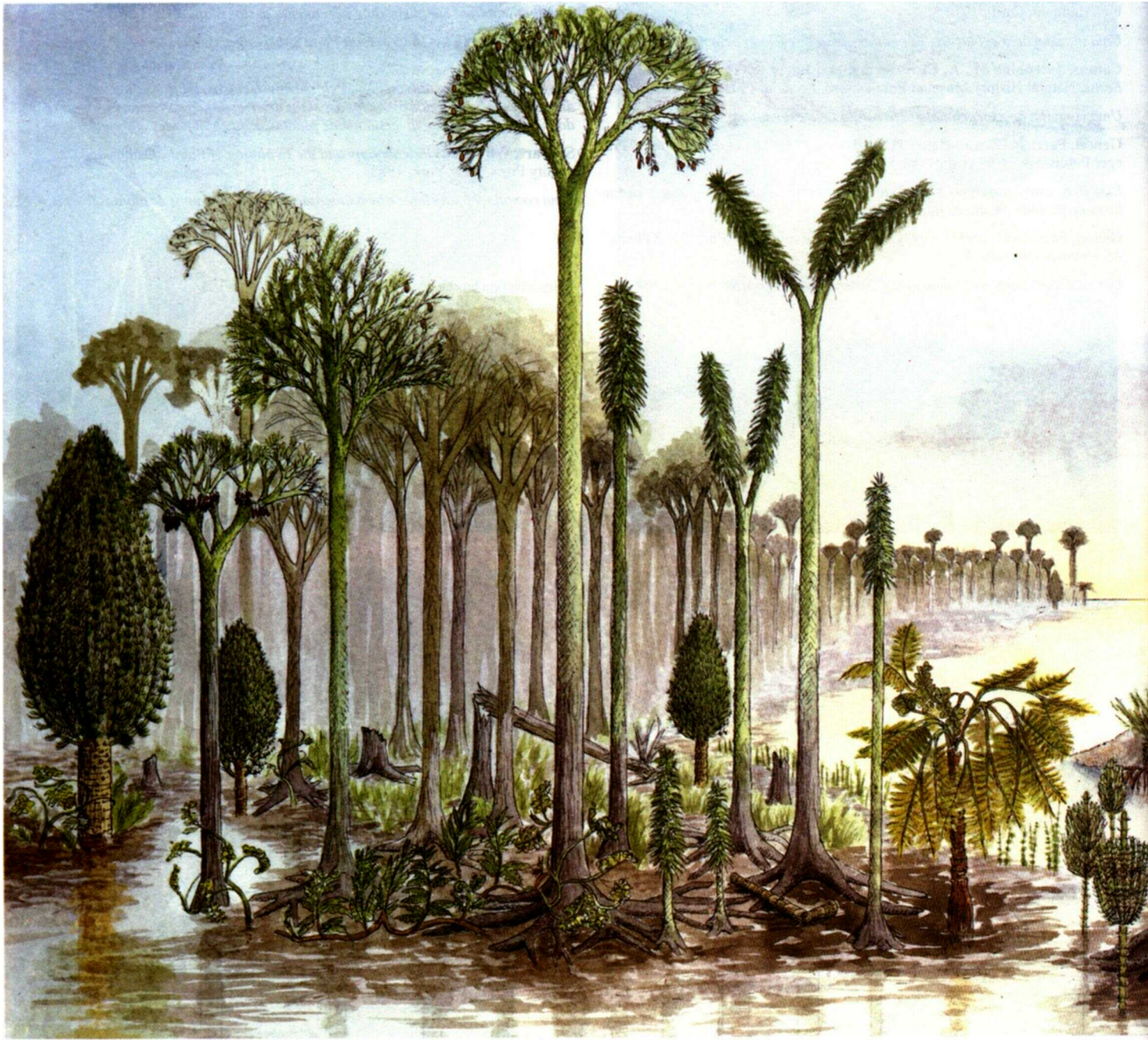
Radford, Albert E., et al.: *Vascular Plant Systematics,* Harper & Row, Publishers, Inc., New York, 1974.*

Um livro de consulta útil, incluindo glossários, técnicas, bibliografias, índices e discussões úteis de todos os vários aspectos da sistemática de plantas — o estudo científico de tipos e diversidade de plantas, e das afinidades entre elas.

Stewart, Wilson N.: *Paleobotany and the Evolution of Plants,* Cambridge University Press, New York, 1983.

Uma compilação excelente e bem ilustrada de todos os grupos de plantas fósseis.

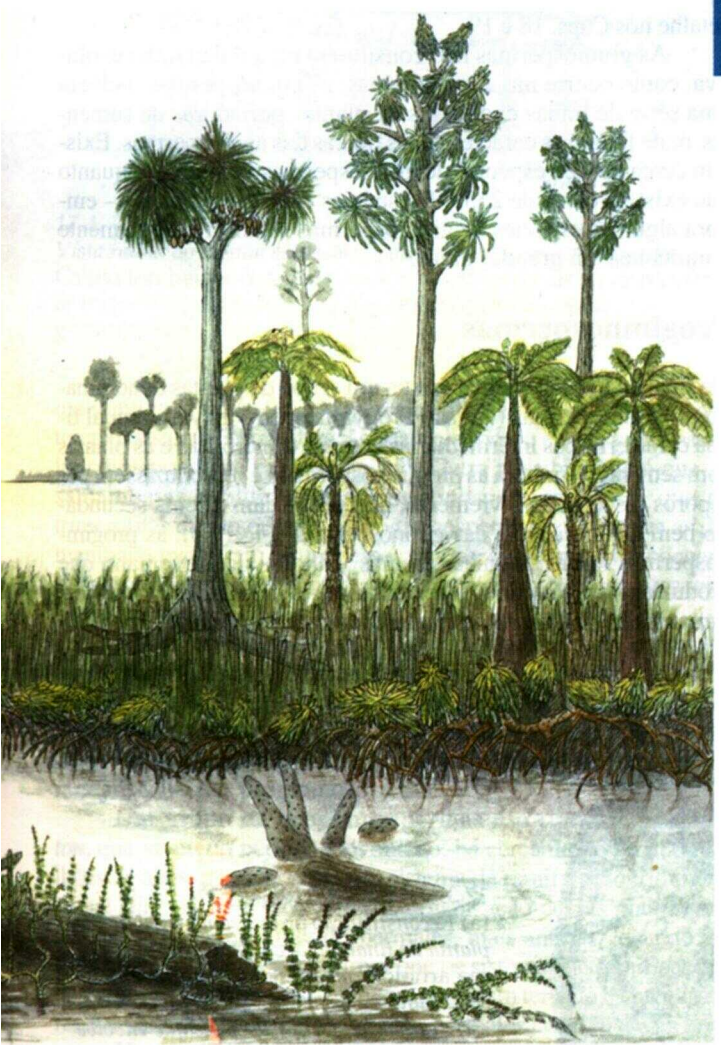
*Disponível em brochura.



17.1
Reconstituição de uma floresta pantanosa do Carbonífero Superior, dominada por uma licófita arbórea, Lepidodendron, *que forma a floresta da esquerda para o centro. São mostradas árvores não ramificada (que lembram arbustos engarrafados), árvores jovens esparsamente ramificadas e, também, árvores altas e muito ramificadas do dorsel.* Sigillaria, *uma licófita adaptada aos locais secos, é vista na base superior à direita (árvore com tufos de folhas longas). Outras árvores de plantas sem sementes incluem* Calamites *(uma cavalinha gigante bem à esquerda e no centro, em primeiro plano) e* Psaronius *(samambaia arbórea com troncos anelados, bem à direita). As plantas com sementes também ocorrem, entre elas* Medullosa *(uma samambaia com semente em frondes bifurcadas; no centro e bem à direita) e* Cordaites; *ambas são formas similares a plantas de mangues (com raízes na água, nível basal à direita) e formas arbóreas (árvores altas, à direita mais adiante).*

CAPÍTULO 17

Gimnospermas

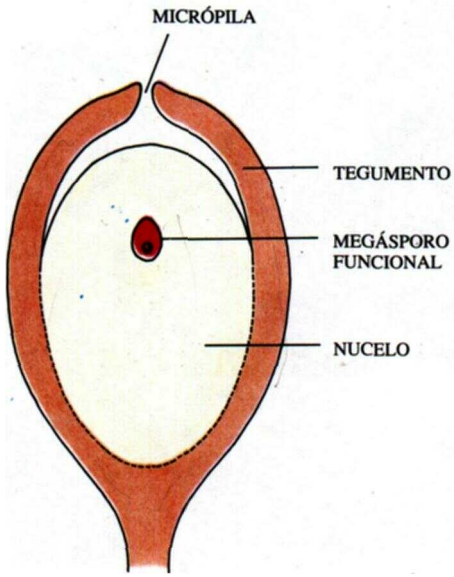


Uma das mais importantes inovações que apareceram durante a evolução das plantas vasculares foi a semente. As sementes parecem ser um dos fatores responsáveis pela dominação das espermatófitas (plantas com sementes) na flora atual — uma dominância que tem sido progressivamente maior nos últimos milhões de anos (Fig. 17.1). A razão é simples: a semente tem capacidade de sobrevivência. A proteção que a semente dá ao embrião e o alimento disponível ao mesmo, nos estágios críticos da germinação e do estabelecimento, dá às plantas com sementes uma maior vantagem seletiva sobre os grupos ancestrais portadores de esporos.

Todas as plantas com sementes são heterosporadas. Na maioria delas, o megagametófito, muito reduzido, está incluído dentro da parede original do megásporo (nas angiospermas, pode não ocorrer formação de parede ao redor dos núcleos do megásporo). Nas angiospermas, mais de um núcleo do megásporo pode participar da formação do megagametófito (ver Cap. 18). Em todas as plantas com sementes, o megagametófito é também retido dentro do megasporângio, que é carnoso e chamado de **nucelo**. O megasporângio das plantas com sementes, diferentemente daqueles das plantas heterosporadas sem sementes, é envolvido por uma ou duas camadas adicionais de tecido, os **tegumentos**. Os tegumentos envolvem completamente o megasporângio exceto por uma abertura no ápice, chamada **micrópila**. A estrutura inteira, incluindo o nucelo mais o(s) tegumento(s), é conhecida como **óvulo** (Fig. 17.2).

Após a fecundação, o óvulo se desenvolve em uma semente, com o(s) tegumento(s) desenvolvendo-se na **testa da semente**. Em outras palavras, é o óvulo que se desenvolve em uma semente; por isso, a semente é chamada de óvulo maduro. Nas plantas com sementes mais modernas, um embrião, ou esporófito jovem, desenvolve-se dentro da semente antes da dispersão. Talvez o desenvolvimento do embrião antes da dispersão dê à semente uma melhor chance de sobrevivência no frio ou em condições adversas, e o período Permiano, quando as coníferas, cicadáceas e *Ginkgo* apareceram, era certamente um período de condições climáticas extremas. Além do megásporo, ou embrião, e da testa da semente, todas as sementes contêm reservas, que propiciam à planta jovem chances de sobrevivência.

As estruturas mais antigas, semelhantes às sementes, são do final do período Devoniano, cerca de 360 milhões de anos atrás



17.2
Seção longitudinal de um óvulo, mostrando o arranjo do tegumento, megasporângio (nucelo) e megásporo. A fecundação dos óvulos resulta na maturação e formação de sementes; em outras palavras, sementes são óvulos maduros e fecundados.

(Fig. 17.3). Durante os 50 milhões de anos posteriores, evoluíram diferentes tipos de plantas portadoras de sementes, incluindo as pteridospermales, que tinham estruturas semelhantes a sementes, e também as cordaitales e coníferas (ver Plantas do Carbonífero, no Cap. 16). As plantas vasculares mais antigas incluem os membros de três divisões extintas, descritas no Cap. 16, as quais tinham ampla distribuição geográfica quando comparado com seus descendentes portadores de sementes. A razão para isso é que as sementes são dispersadas a menores distâncias do que os esporos. Com o advento das plantas com sementes, as floras — conjunto de plantas — encontradas em diferentes partes do mundo tornaram-se mais distintas umas das outras.

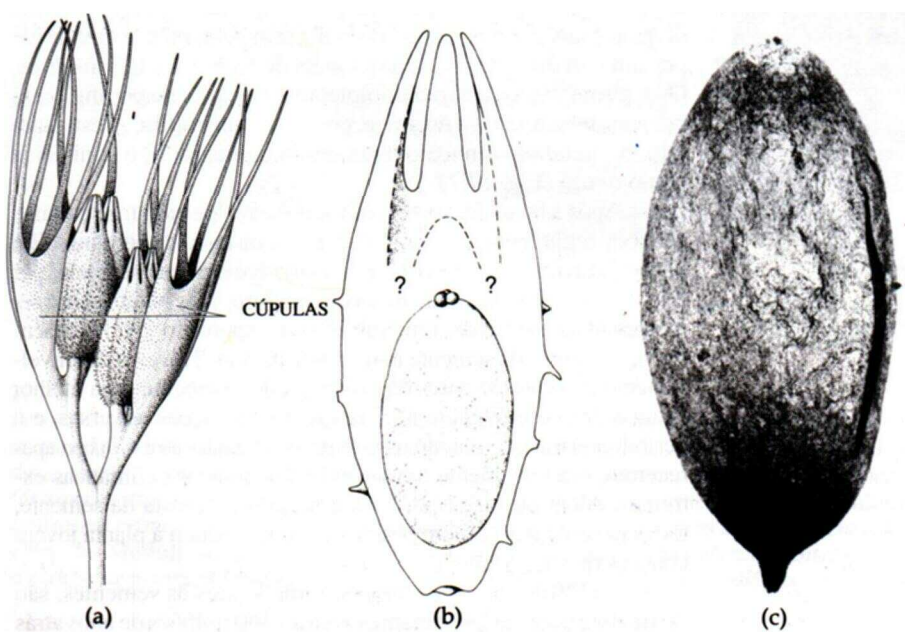
Todas as plantas com sementes possuem macrófilos e incluem cinco divisões com representantes atuais: Cycadophyta, Ginkgophyta, Coniferophyta, Gnetophyta e Anthophyta. As quatro primeiras divisões compreendem as gimnospermas; a divisão Anthophyta compreende as angiospermas. Antes de começar nossa discussão sobre as plantas com sementes, examinaremos brevemente mais um grupo de plantas vasculares sem sementes — as progimnospermas. Elas serão discutidas aqui e não no Cap. 16, porque provavelmente são as ancestrais das gimnospermas.

Os fósseis mais antigos das angiospermas (divisão Anthophyta) — sem dúvida as plantas vasculares de maior sucesso no tempo atual — foram identificados com certeza somente a partir do início do período Cretáceo, cerca de 127 milhões de anos atrás. Embora as angiospermas sejam consideradas hoje mais antigas do que é indicado pelos restos fósseis, elas são ainda jovens em comparação com a evolução das plantas vasculares. As angiospermas constituem um grupo grande e importante, e serão consideradas em detalhe nos Caps. 18 e 19.

As gimnospermas não constituem uma única linha evolutiva, como ocorre nas angiospermas; as gimnospermas incluem uma série de linhas evolutivas de plantas portadoras de sementes, onde faltam as características típicas das angiospermas. Existem cerca de 720 espécies de gimnospermas viventes, enquanto que existem cerca de 235.000 espécies de angiospermas — embora algumas espécies de gimnospermas sejam freqüentemente dominantes em grandes áreas.

Progimnospermas

No final da Era Paleozóica existia um grupo de plantas denominado progimnospermas (divisão Progymnospermophyta), o qual tinha características intermediárias entre as trimerófitas e as plantas com sementes. Embora as progimnospermas se reproduzissem por esporos dispersados livremente, elas produziam xilema secundário bem similar àquele das gimnospermas (Fig.17.4): as progimnospermas foram as únicas plantas lenhosas do Devoniano que produziam também floema secundário. As progimnospermas e as samambaias do Paleozóico podem ter evoluído de um trimerófito



17.3
(a) *Reconstituição de um ramo fértil de uma planta do final do Devoniano,* Archeosperma arnoldii, *mostrando estruturas semelhantes a sementes. As cúpulas — estruturas com forma de cálice que envolve parcialmente o megasporângio — são arranjadas aos pares e cada cúpula contém duas estruturas com forma de frasco semelhantes a sementes, com cerca de 4 milímetros de comprimento. O ápice de cada estrutura foi dissecado em lobos.* (b) *Diagrama mostrando a posição do megásporo.* (c) *Um megásporo liberado por maceração. Este fóssil da Pensilvânia, é a estrutura semelhante a semente mais antiga conhecida — com cerca de 360 milhões de anos.*

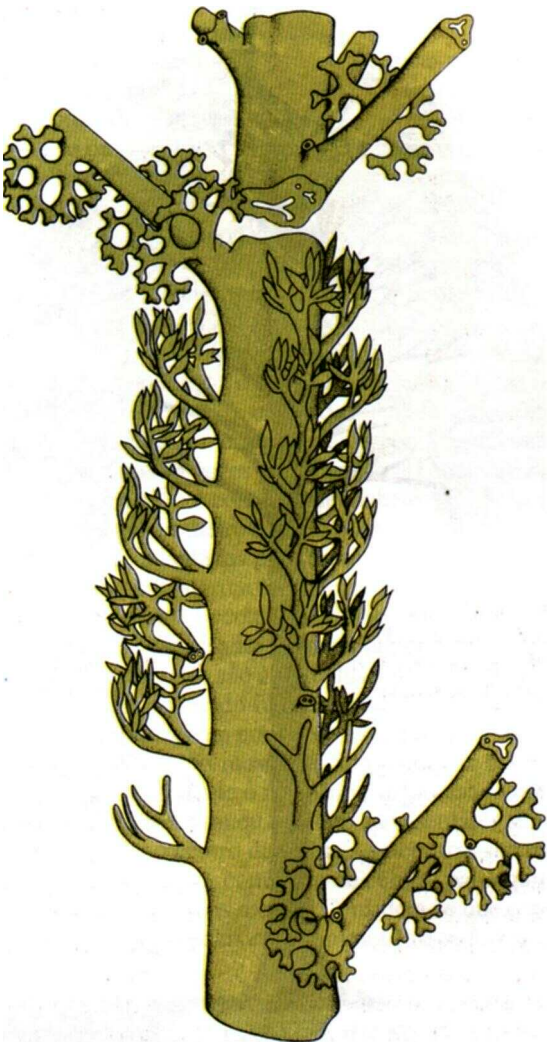
17.4
Vista radial do xilema secundário, ou lenho, da progimnosperma Callixylon newberryi. *Esta madeira fóssil, com suas séries regulares de traqueídes pontuadas, é muito similar àquelas de certas gimnospermas.*

mais antigo (Fig. 16.9c), do qual elas diferiam especialmente, por terem o sistema de ramificação mais elaborado e o sistema vascular correspondente mais complexo. Outra possibilidade é que as samambaias evoluíram das progimnospermas. Desde que as trimerófitas deram origem às progimnospermas e desde que as samambaias evoluíram de um desses grupos, as incertezas se concentram no momento da origem das samambaias e na natureza dos seus ancestrais específicos.

Nas progimnospermas, o avanço evolutivo mais importante, em relação às trimerófitas, é a presença de um câmbio vascular bilateral — que é aquele que produz tanto xilema secundário como floema secundário. Câmbios vasculares desse tipo são característicos das plantas com sementes e evidentemente evoluíram primeiro nas progimnospermas.

Um grupo de progimnospermas é o tipo *Aneurophyton*, que viveu no período Devoniano, há cerca de 360 a 380 milhões de anos, e que possuía um sistema de ramificação tridimensional (Fig. 17.5) e protostelo. A organização dessas plantas era similar a de algumas pteridospermales, mais antigas, levando alguns paleobotânicos a sugerirem que os sistemas de ramificações da progimnosperma *Aneurophyton*, poderiam ter sido os precursores das folhas, das primeiras pteridospermales.

Um segundo grupo de progimnospermas, maior que o anterior, era o tipo *Archaeopteris*, que também surgiu no período Devoniano, cerca de 370 milhões de anos atrás, e sobreviveu até o início do período Mississipiano, cerca de 340 milhões de anos atrás (Fig. 17.6). Esse grupo é considerado mais avançado, em relação ao anterior, porque os sistemas de ramificações laterais dessas plantas eram achatados em um plano e perfurados por estruturas laminares consideradas como folhas (Fig. 17.7). Os eustelos aparentemente evoluíram neste grupo de progimnospermas e forneceram uma forte ligação entre o mesmo e as atuais plantas com sementes.

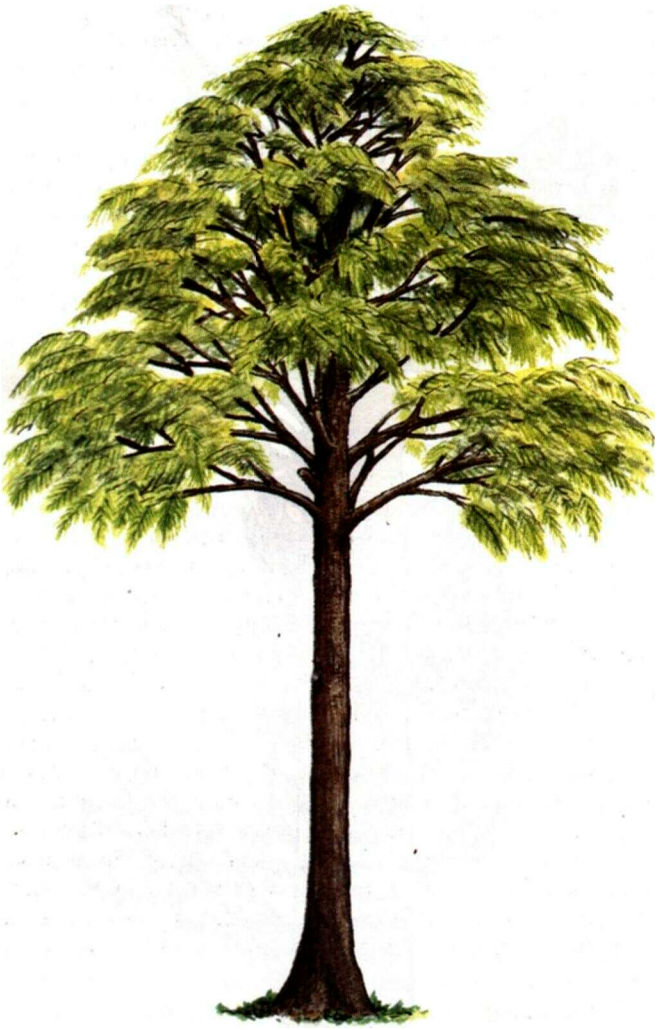


17.5
Reconstituição de uma porção do sistema de ramificação de Triloboxylon ashlandicum, *uma progimnosperma do tipo* Aneurophyton. *Os ramos principais portam ramos vegetativos no ápice e na base, e na porção mediana, órgãos férteis com esporângios.*

Os maiores ramos em *Archaeopteris* tinham uma medula. Apesar de a maioria das progimnospermas ser isosporada, algumas espécies de *Archaeopteris* eram heterosporadas.

Alguns troncos fósseis de *Archaeopteris* tinham até um metro ou mais de diâmetro e 10 metros de comprimento, indicando que ao menos algumas espécies desse grupo eram grandes árvores. A maneira pela qual os fósseis deste grupo são encontrados sugere que *Archaeopteris* formou extensas florestas, dominantes em algumas regiões. Como a reconstituição mostrada na Fig. 17.6 sugere, os indivíduos de *Archaeopteris* lembravam provavelmente as coníferas, no seu padrão de ramificação (porém, não existe certeza sobre isso).

Evidências morfológicas que têm sido acumuladas durante as últimas décadas reforçam o ponto de vista de que as gimnospermas evoluíram das progimnospermas, após a evolução da semente, e pode ser que esse grupo seja o ancestral comum de todas as plantas com sementes. Praticamente ao mesmo tempo, estruturas semelhantes a sementes (ver Fig. 17.3) evoluíram em outro grupo de progimnospermas para dar origem às pteridos-



17.6
Reconstituição da progimnosperma Archaeopteris, *que é um fóssil comum no leste da América do Norte. Espécimes de* Archaeopteris *atingiam 20 metros de altura ou mais, e alguns deles parecem ter formado florestas.*

17.7
Reconstituição de um sistema de ramos laterais semelhante a uma fronde da progimnosperma Archaeopteris macilenta. *Folhas férteis podem ser vistas portando esporângios maduros nos ramos primários localizados centralmente.*

permales. Não é possível detectar, entretanto, de qual grupo de progimnospermas evoluíram as plantas com semente.

Gimnospermas Extintas

Dois grupos de gimnospermas extintas — as pteridospermales (divisão Pteridospermophyta) e as Cordaitales, coníferas primitivas — foram discutidos e ilustrados no Cap. 16 (ver Plantas do Carbonífero, no Cap. 16). Como mostrado na Fig. 16.8, as pteridospermales eram um grupo muito diversificado, que provavelmente evoluiu separadamente das progimnospermas, e não faziam parte da linha evolutiva que levou às modernas plantas com sementes. De acordo com o registro fóssil, as sementes apareceram pelo menos há 360 milhões de anos, no final do período Devoniano, em plantas que pareciam ser samambaias com sementes. Estas estavam presentes pelo menos 10 milhões de anos antes.

A estrutura semelhante a uma semente ilustrada na Fig. 17.3 é de uma pteridosperma. Baseado no conhecimento atual do relacionamento dessas plantas, é provavelmente certo que nenhuma delas possa ter dado lugar a qualquer uma das plantas com sementes.

Outro grupo de gimnosperma extinto — a divisão Cycadeoidophyta — consiste em plantas com folhas semelhantes às das palmeiras e que lembram as cicadáceas atuais (ver adiante). As cicadóideas (também chamadas Bennettitales) foram evidentemente membros da mesma linha evolutiva das atuais plantas com sementes. As cicadóideas viveram ao mesmo tempo que as cicadáceas, com as quais eram superficialmente similares, porém diferiam em ter o estróbilo bissexuado e em outros aspectos. As cicadóideas viveram durante os períodos Jurássico e Cretáceo.

Gimnospermas Atuais

Como foi referido anteriormente, há quatro divisões de gimnospermas com representantes atuais: Cycadophyta (as cicadáceas), Ginkgophyta (*maindenhair tree*, ginkgo), Coniferophyta (coníferas) e Gnetophyta (gnetófitas). O nome *Gymnosperma*, que literalmente significa "semente nua", representa uma das principais características das plantas pertencentes a essas quatro divisões: seus óvulos e sementes são expostos sobre a superfície dos esporófilos e estruturas análogas. As quatro divisões de gimnospermas que têm grupos atuais representam a conclusão de um estágio especial na progressão evolutiva feita por vários descendentes a partir das progimnospermas.

Com poucas exceções, o gametófito feminino das gimnospermas produz vários arquegônios. Como resultado, mais de uma oosfera pode ser fecundada, e vários embriões podem começar a se desenvolver dentro de um só óvulo — um fenômeno conhecido como *poliembrionia*. Na maioria dos casos, somente um embrião sobrevive e relativamente bem poucas sementes atingem seu total desenvolvimento, com mais de um embrião.

Nas plantas vasculares sem sementes, a água é necessária para que o anterozóide flagelado e móvel alcance e fecunde a oosfera. Nas gimnospermas a água não é mais necessária como o meio de transporte do gameta masculino para a oosfera. Em vez disso, o gametófito masculino parcialmente desenvolvido, o *grão de pólen*, é transferido integralmente (em geral passivamente, pelo vento) para a vizinhança do gametófito feminino dentro de um óvulo. Este processo é chamado *polinização*. Após a polinização, o gametófito masculino produz uma estrutura tubular, o *tubo polínico*.

Nas coníferas e gnetófitas, os gametas são imóveis, e os tubos polínicos os conduzem diretamente para o arquegônio. Nas cicadáceas e em *Ginkgo*, a fecundação é intermediária entre a condição encontrada nas samambaias e outras plantas sem sementes, onde ocorrem anterozóides que nadam livremente, e a condição encontrada nas outras plantas com sementes, onde os gametas são imóveis. Os gametófitos masculinos das cicadáceas e de Ginkgo são haustoriais, absorvendo nutrientes do óvulo enquanto eles crescem, e embora o tubo polínico seja eventualmente produzido, ele não penetra no arquegônio. O tubo polínico pode crescer por vários meses no tecido do nucelo antes de alcançar a cavidade que existe acima do gametófito feminino. Nesta mesma época, o tubo polínico se rompe na vizinhança do arquegônio e libera anterozóides multiflagelados. Os anterozóides nadam para um arquegônio e um deles **fecunda** a oosfera. Com o desenvolvimento dos tubos polínicos, as plantas com sementes tornaram-se independentes da presença de água para assegurar a fecundação — uma necessidade para todas as plantas sem sementes.

CONÍFERAS

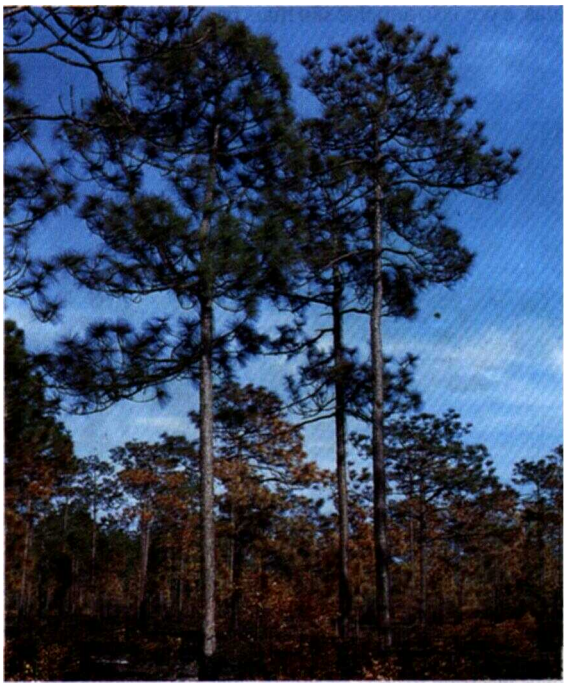
A divisão Coniferophyta inclui atualmente o grupo de gimnospermas mais numeroso e de distribuição mais ampla. Incluem cerca de 50 gêneros e 550 espécies. A planta vascular mais alta, a sequóia (*Sequoia sempervirens*) da costa da Califórnia e sudoeste de Oregon, é uma conífera. As árvores de sequóia atingem uma altura de mais de 117 metros e o diâmetro do tronco pode atingir mais de 11 metros. As coníferas incluem também os pinheiros e os abetos, de alto valor comercial; suas majestosas florestas caracterizam o clima de vastas áreas do Hemisfério Norte Temperado (ver Empregos *versus* Corujas, no Cap. 30). Durante o início do período Terciário, alguns gêneros tiveram uma distribuição geográfica mais ampla do que hoje e dominavam vastas extensões em todos os continentes do Hemisfério Norte.

A história das coníferas retrocede pelo menos ao final do período Carbonífero, cerca de 290 milhões de anos atrás; como foi visto, as cordaites eram coníferas primitivas. As folhas das coníferas atuais têm muitas características xeromorfas, que podem ser relacionadas à diversificação da divisão durante o período Permiano (286 a 248 milhões de anos atrás). Naquele tempo, o aumento da aridez mundial deve ter favorecido o aparecimento de adaptações estruturais como aquelas das folhas das coníferas.

Pinheiros

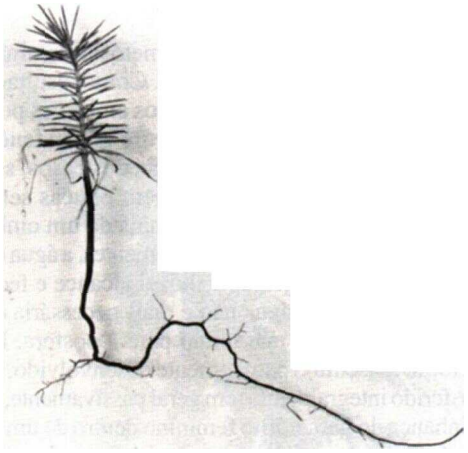
Os pinheiros (gênero *Pinus*) incluem as gimnospermas mais comuns (Fig. 17.8); eles dominam em amplas extensões da América do Norte e Eurásia e são amplamente cultivados mesmo no Hemisfério Sul. Há cerca de 90 espécies de pinheiros, todas caracterizadas pela filotaxia das folhas, que é única entre todas as coníferas atuais. As folhas dos pinheiros são aciculares. Nas plântulas, elas têm arranjos espiralados e nascem solitárias sobre os caules (Fig. 17.9). Após um ano ou dois de crescimento, o pinheiro começa a produzir suas folhas em grupos ou fascículos, cada um dos tipos de pinheiro contendo um número específico de folhas aciculadas e longas — de um a oito, dependendo da espécie (Fig. 17.10). Esses fascículos, protegidos na base por camadas de escamas foliares pequenas, são realmente ramos curtos no qual a atividade do meristema apical é suspensa. Assim, um fascículo de folhas aciculadas em um pinheiro é morfologicamente um ramo **determinado** (com crescimento restrito). Sob condições especiais, o meristema apical interno ao fascículo de folhas de um pinheiro pode ser reativado e crescer em um novo ramo com crescimento **indeterminado**, ou algumas vezes pode mesmo produzir raízes e crescer formando uma árvore completa de pinheiro (Fig. 17.11).

As folhas dos pinheiros, como outras de muitas coníferas, são perfeitamente adaptadas para crescerem sob condições áridas (Fig. 17.12). A epiderme é coberta por uma espessa cutícula; abaixo da epiderme encontram-se uma ou mais camadas de células de paredes espessadas, compactamente arranjadas — a hipoderme. Os estômatos são afundados, abaixo da superfície da folha. O mesofilo, ou tecido fundamental da folha, consiste em células de parênquima com projeções evidentes que se articulam com as outras células do mesmo tecido, como as peças de um quebra-cabeça. Geralmente o mesofilo é atravessado por um ou mais dutos resiníferos. Um ou dois feixes vasculares são encontrados lado a lado no centro da folha. As nervuras são rodeadas pelo tecido de transfusão, composto de células parenquimáticas vivas e curtas e traqueídeos mortos. Considera-se que o tecido de transfusão conduza materiais entre o mesofilo e os feixes vascula-



17.8
Pinus palustris *é um pinheiro de folhas longas, que cresce na Carolina do Norte.*

(a)



(b)

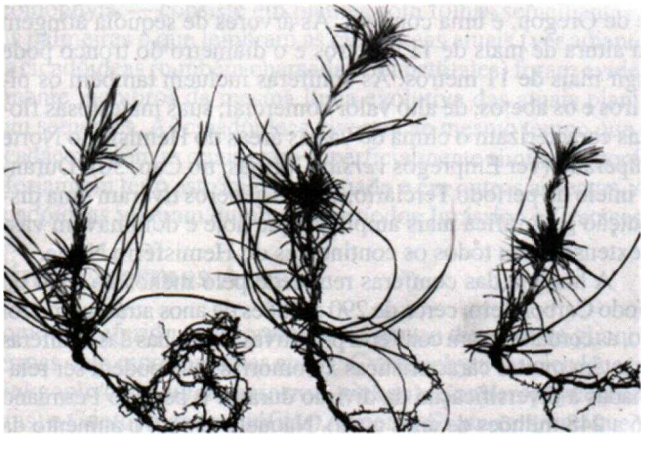
17.9
(a) *Plântulas do pinheiro de folhas longas,* Pinus palustris, *na Georgia, mostrando as três folhas longas em fascículos ou feixes.* (b) *Uma plântula do pinheiro* Pinus edulis, *mostrando folhas jovens e um sistema de raiz jovem, pivotante. As folhas adultas dessa espécie nascem em fascículos de duas folhas aciculares.*

res. Uma endoderme rodeia o tecido de transfusão, e assim este tecido e o mesofilo não estão em contato direto um com o outro.

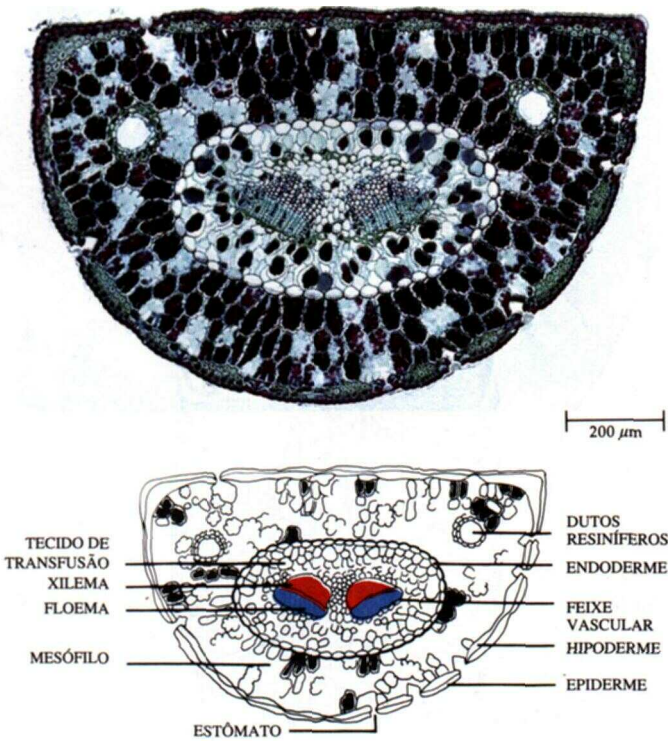
A maioria das espécies de pinheiros mantém suas folhas aciculares por 2 a 4 anos, e o balanço fotossintético geral de uma dada planta depende da manutenção das folhas. No pinheiro (*Pynus longaeva*), a árvore de maior longevidade (ver Figs. 17.10 e 24.26), as folhas aciculares são retidas por até 45 anos e permanecem fotossinteticamente ativas durante todo esse tempo. Como as folhas dos pinheiros e de outras plantas perenefólias funcionam por mais do que uma estação, elas são expostas a injúrias pela seca, frio ou poluição do ar por muito mais tempo que as folhas das plantas decíduas, e por isso aquelas são mais freqüentemente prejudicadas.

Nos caules dos pinheiros e outras coníferas, o crescimento secundário começa logo cedo e leva internamente à formação de quantidades substanciais do xilema secundário (Fig. 17.13). O xilema secundário é produzido para o interior pelo câmbio vascular e o floema secundário é produzido para fora. O xilema das coníferas é constituído especialmente de traquídeos; enquanto o floema consiste em células crivadas, que são as típicas células condutoras de alimento das gimnospermas e plantas vasculares sem sementes (ver Cap. 21). Os dois tipos de tecido são atravessados radialmente por raios estreitos. Com o início do crescimento secundário, a epiderme é normalmente substituída pela periderme, que tem sua origem na camada mais externa das células do

17.10
O pinheiro Pinus longaeva *das White Mountains da Califórnia. Os ramos mostram grupos de cinco folhas, um estróbilo feminino maduro na direita e um estróbilo feminino jovem na esquerda. As folhas aciculares individuais desta espécie podem permanecer funcionais por até 45 anos. Esta é, também, a árvore de maior longevidade (ver Fig. 24.26).*



17.11
O pinheiro de Monterey, com um ano de idade (Pinus radiata) *crescimento dos fascículos de folhas aciculares e raízes. Este experimento demonstra que os fascículos de folhas aciculares no pinheiro são realmente ramos curtos, no qual a atividade do meristema apical foi suprimida mas pode ser regenerada.*



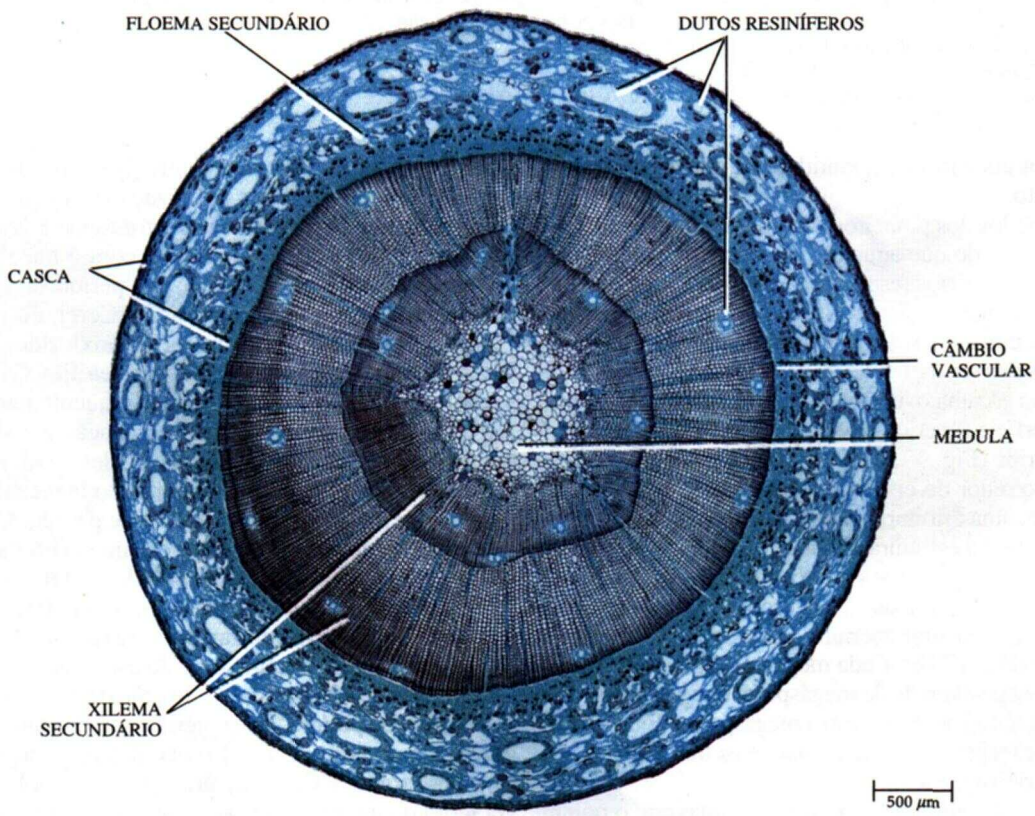
17.12
Pinus. *Seção transversal da folha acicular, mostrando os tecidos maduros.*

córtex. À medida que o crescimento secundário aumenta, peridermes subseqüentes são produzidas por uma divisão celular ativa mais profunda na casca.

Reprodução nos Pinheiros

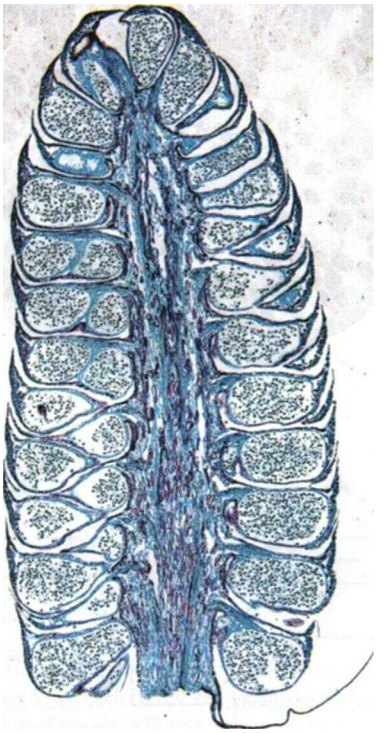
Os microsporângios e os megasporângios nos pinheiros e na maioria das outras coníferas nascem sobre cones (estróbilos) na mesma árvore. Geralmente os estróbilos microsporangiados (microstróbilos) nascem nos ramos inferiores da árvore, e os estróbilos megasporangiados ou ovulados (megastróbilos) nascem nos ramos superiores; em alguns pinheiros eles nascem no mesmo ramo, com os estróbilos ovulados mais próximos das porções terminais. Como o pólen normalmente não cai diretamente sobre o megastróbilo da mesma árvore, estes são geralmente polinizados por polens de outra árvore, ocorrendo então a fecundação cruzada.

Os estróbilos microsporangiados nos pinheiros são relativamente pequenos, geralmente com 1 ou 2 centímetros de comprimento (Fig. 17.14). Os microsporófilos (Fig. 17.15) são arranjados espiraladamente e mais ou menos membranáceos; cada microsporófilo produz microsporângios. Um microsporângio jovem contém muitos microsporócitos ou células-mães de micrósporos; no começo da primavera os microsporócitos sofrem meiose e cada microsporócito dá origem a quatro micrósporos haplóides. Cada micrósporo se desenvolve num grão de pólen alado, consistindo em duas **células protalares**, uma **célula geradora** e uma **célula do tubo** (Fig. 17.16). Esse grão de pólen com quatro células é o gametófito masculino jovem. É neste estágio que os grãos de



17.13
Pinus. *Seção transversal do caule, mostrando o xilema secundário separado do floema secundário pelo câmbio vascular. Todos os tecidos para fora do câmbio vascular, incluindo o floema, fazem parte da casca.*

17.14
Pinheiro de Monterey, Pinus radiata. *Estróbilo masculino liberando os grãos de pólen, que são transportados pelo vento. Alguns dos polens alcançam as vizinhanças dos óvulos nos estróbilos femininos e, então, germinam, produzindo os tubos polínicos e eventualmente ocorrendo a fecundação.*



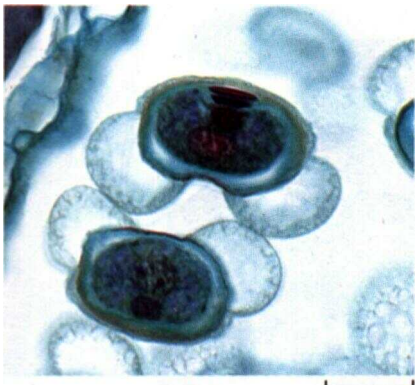
17.15
Pinus. *Corte longitudinal do estróbilo masculino, mostrando os microsporófilos e microsporângios, contendo os grãos de pólen já maduros.*

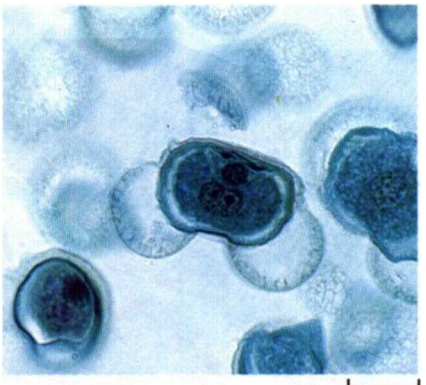
pólen são liberados em enormes quantidades e alguns são transportados pelo vento.

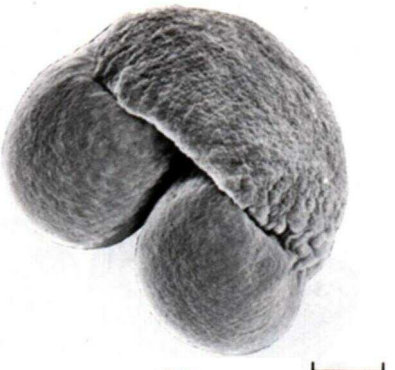
Os megastróbilos dos pinheiros são muito maiores e de estrutura mais complexa do que aqueles portadores de pólen (Fig. 17.17). As escamas ovulíferas (escamas do estróbilo), que portam os óvulos, não são apenas megasporófilos; ao invés disso, são sistemas de ramos determinados, modificados, conhecidos como **complexo das escamas das sementes**. Cada complexo das escamas da semente consiste na escama ovulífera — cada uma portando dois óvulos na sua superfície superior — e numa escama bracteal estéril na porção interior (Fig. 17.18). As escamas são arranjadas espiraladamente ao redor do eixo do megastróbilo. (O estróbilo ovulado é, portanto, uma estrutura composta, enquanto o estróbilo microsporangiado é uma estrutura simples, na qual os microsporângios são diretamente ligados aos microsporófilos.) Cada óvulo consiste em um nucelo multicelular (o megasporângio) rodeado por um tegumento maciço com uma abertura, a micrópila, voltada para o eixo do estróbilo (Fig. 17.18). Cada megasporângio contém um só megasporócito ou célula-mãe de megásporo, que sofre meiose, dando lugar a uma série linear de quatro megásporos. Entretanto, somente um desses megásporos é funcional; e os três mais próximos da micrópila logo degeneram.

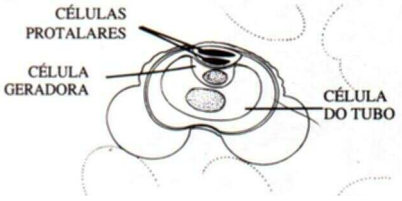
A polinização nos pinheiros ocorre na primavera; o pólen se adere a uma gota de fluido espesso que ocorre próximo da micrópila. Neste estágio, as escamas do megastróbilo estão bem separadas (Fig. 17.19). Quando o fluido micropilar evapora, o grão de pólen é puxado para dentro da micrópila e entra em contato com o nucelo. Após a polinização as escamas crescem juntas e ajudam a proteger os óvulos em desenvolvimento. Logo após o grão de pólen entrar em contato com o nucelo, ele germina, formando um tubo polínico. Até este período a meiose ainda não havia ocorrido no megasporângio. Cerca de um mês após a polinização os quatro megásporos são produzidos, porém, somente um deles se desenvolve no megagametófito. O desenvolvimento do megagametófito é lento; ele freqüentemente não começa até cerca de seis meses após a polinização e pode necessitar de mais seis meses para completar todo o desenvolvimento. Nos primeiros estágios do desenvolvimento do megagametófito ocorre a mitose, sem a imediata formação de parede. Cerca de 13 meses após a polinização, quando o gametófito feminino contém cerca 2.000 núcleos livres, as paredes celulares começam a se formar. Então, cerca de 15 meses após a polinização, diferenciam-se na região micropilar do megagametófito dois ou três arquegônios. Neste estágio o óvulo está pronto para fecundação.

Cerca de 12 meses antes, o grão de pólen germinou produzindo um tubo polínico que digeriu o seu caminho vagarosamente através dos tecidos do nucelo em direção ao megagametófito em desenvolvimento. Cerca de um ano após a polinização a célula geradora do gametófito masculino tetracelular continua a se dividir, dando lugar a dois tipos de células — a **célula estéril** (célula do pé) e a **célula geradora** (célula do corpo). Subseqüentemente, antes de o tubo polínico alcançar o gametófito feminino,





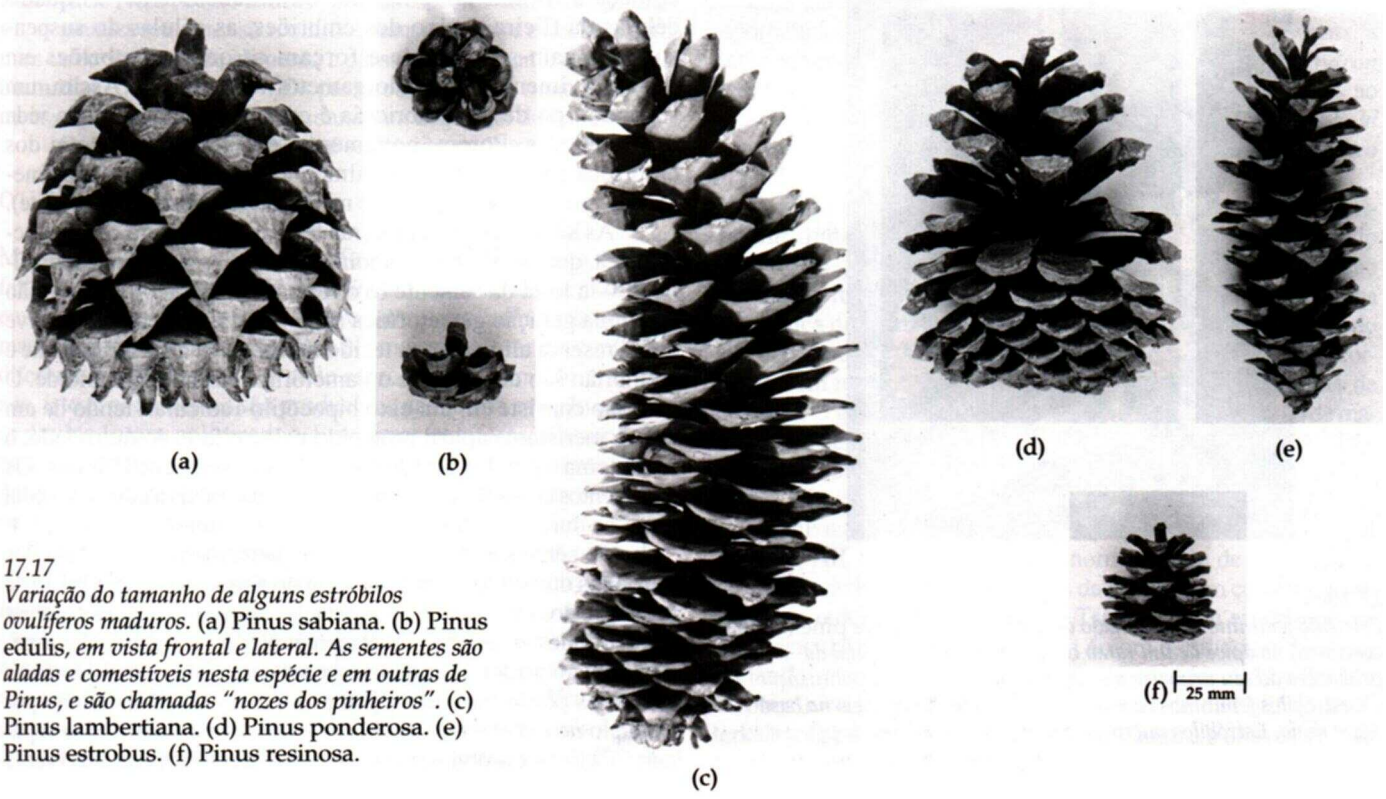




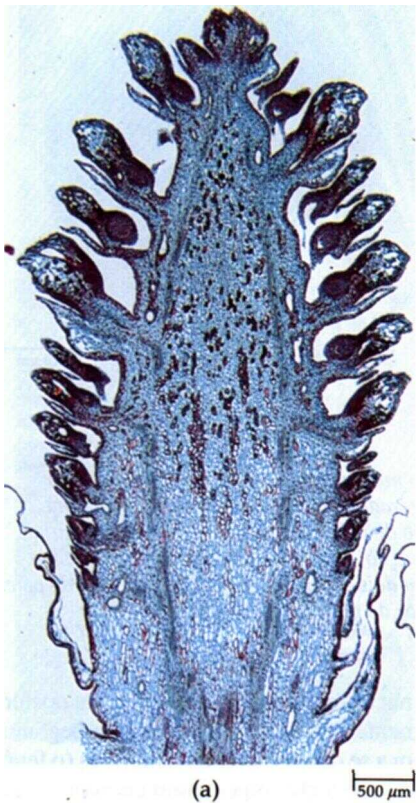
17.16
Pinus. (a) *Grãos de pólen incluindo o gametófito masculino imaturo. Cada gametófito consiste em duas células protalares, uma célula geradora relativamente pequena e uma célula do tubo relativamente grande.* (b) *Um grão de pólen um pouco mais velho. Aqui as células protalares, que aparentemente não têm função, degeneram.* (c) *Um grão de pólen visto no microscópio eletrônico de varredura, com dois sacos aéreos. Quando o grão de pólen germina, o tubo polínico emerge da porção inferior do grão, entre os sacos aéreos.*

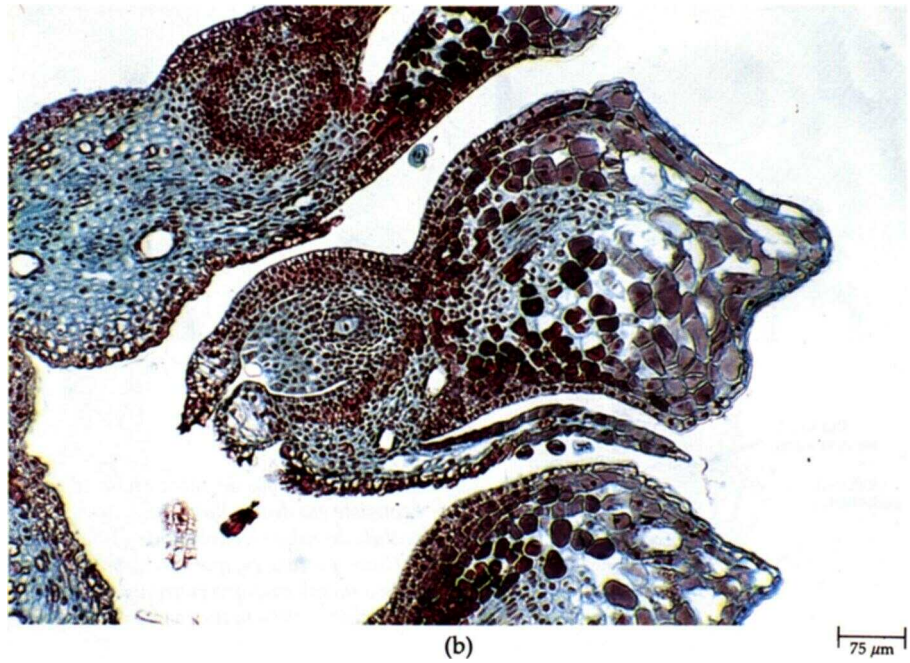
a célula geradora se divide produzindo dois núcleos espermáticos. Neste momento, o gametófito masculino — o grão de pólen em germinação — está maduro. As plantas com sementes não formam anterídeos.

Cerca de 15 meses após a polinização, o tubo polínico alcança a oosfera de um arquegônio, onde descarrega a maior parte do seu citoplasma e os dois núcleos espermáticos no citoplasma da oosfera (Fig. 17.20). Um núcleo espermático se une com a oosfera e o outro degenera. Geralmente as oosferas de todos os arquegônios são fecundadas e começam a se desenvolver em embriões (o fenômeno da poliembrionia). Geralmente somente um embrião se desenvolve totalmente, mas cerca de 3-4% das sementes dos pinheiros contêm mais de um embrião e produzem duas ou três plântulas após a germinação.



17.17
Variação do tamanho de alguns estróbilos ovulíferos maduros. (a) Pinus sabiana. (b) Pinus edulis, *em vista frontal e lateral. As sementes são aladas e comestíveis nesta espécie e em outras de Pinus, e são chamadas "nozes dos pinheiros".* (c) Pinus lambertiana. (d) Pinus ponderosa. (e) Pinus estrobus. (f) Pinus resinosa.





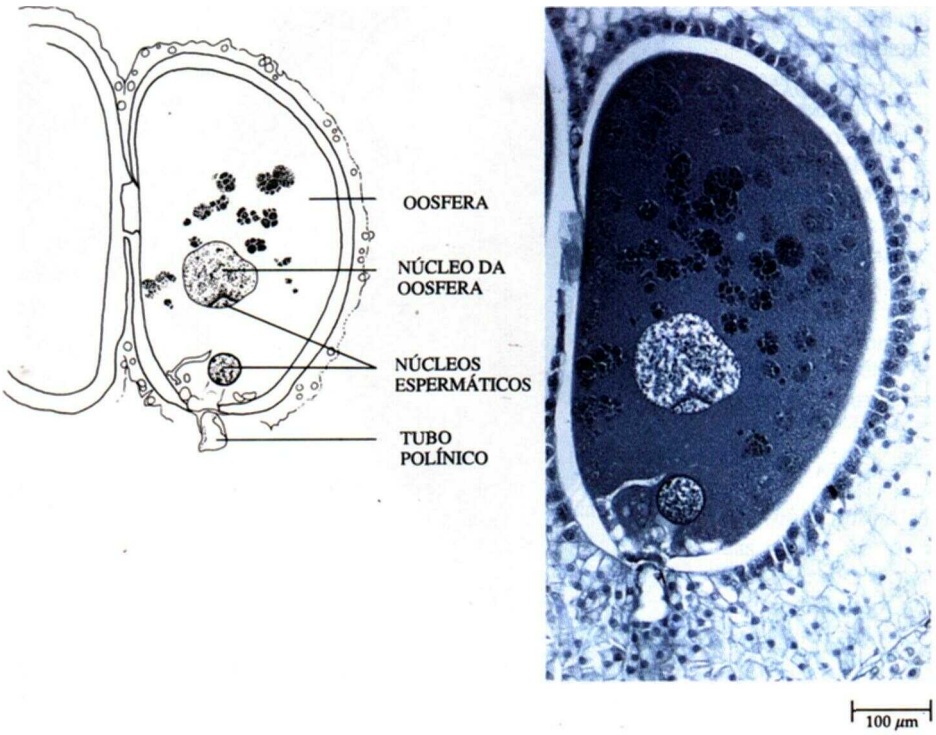
17.18
Pinus. (a) *Corte longitudinal do estróbilo feminino jovem (megastróbilo), mostrando sua estrutura complexa.* (b) *Detalhe de uma porção do estróbilo. Note o megasporócito (célula-mãe de megásporo) rodeado pelo nucelo. (Ver também o ciclo de vida do pinheiro, Fig. 17.24.)*

17.19
Estróbilo feminino avermelhado do pinheiro lodgepole pine (Pinus contorta) *no ápice de um ramo central mais alto, no final da primavera do seu primeiro ano, época em que ocorre a polinização. Os estróbilos femininos com um ano de idade são visíveis na base desse ramo. Estróbilos microsporangiados, portadores de pólen e amarelados estão agrupados ao redor de ramos mais curtos.*

Durante os estágios iniciais da embriogênese, quatro fileiras de quatro células são formadas, próximo à porção inferior do arquegônio. Cada uma das quatro células apicais das fileiras (isto é, a mais distante da micrópila do óvulo) começa a formar um embrião. Simultaneamente, as quatro células da fileira abaixo dos embriões, as células do suspensor, elongam-se bastante e forçam os quatro embriões em desenvolvimento dentro do gametófito feminino. Assim, um segundo tipo de poliembrionia é encontrado no ciclo de vida dos pinheiros. Porém, novamente, em geral apenas um dos embriões se desenvolve totalmente. Durante a embriogênese, o tegumento se desenvolve na testa da semente (ver adiante).

As sementes das coníferas têm uma estrutura bem característica, que consiste na combinação de duas gerações esporofíticas — a testa da semente (e o restante do nucelo) e o embrião — e uma geração gametofítica (Fig. 17.21). O gametófito serve como reserva alimentar ou tecido nutritivo. A testa da semente e o embrião são diplóides, e o gametófito feminino é haplóide. O embrião consiste em um eixo hipocótilo-radicular, tendo de um lado o meristema apical protegido pela coifa e, do outro lado, o meristema apical e vários (geralmente oito) cotilédones. Os tegumentos consistem em três camadas, das quais a camada média torna-se dura e funciona como a testa da semente.

As sementes dos pinheiros freqüentemente se liberam dos estróbilos durante o outono do segundo ano, que segue o início da formação dos estróbilos e a polinização. Na maturidade as escamas dos estróbilos se separam; as sementes aladas da maioria das espécies flutuam no ar e são algumas vezes carregadas a consideráveis distâncias pelo vento. Em algumas espécies de *Pinus*, como por exemplo no *lodgepole pine* (*P. contorta*), as escamas não se separam até que os estróbilos sejam sujeitos a altas temperaturas (ver O



17.20
Pinus. *Fecundação: união de um núcleo espermático com o núcleo da oosfera. O segundo núcleo espermático (abaixo) não é funcional; ele irá se desintegrar.*

Grande Incêndio do Parque Yellowstone, no Cap. 29). Quando o fogo na floresta passa rapidamente através dos bosques de pinheiros e queima as árvores, a maioria dos estróbilos resistentes ao fogo são apenas chamuscados. Esses estróbilos se abrem, liberando as sementes acumuladas durante muitos anos, e restabelecem a espécie. Em outras espécies de *Pinus*, com sementes não aladas, incluindo o *Pinus flexilis*, o *Pinus albicaulis* e os *pinyon pines* do oeste da América do Norte, como também poucas espécies similares da Eurásia, as grandes sementes são colhidas, transportadas e estocadas para mais tarde servirem de alimento a pássaros semelhantes às gralhas chamados "quebra-nozes". Os pássaros esquecem muitas das sementes que eles estocaram, ajudando na dispersão dos pinheiros.

O ciclo de vida de *Pinus* é resumido na Fig. 17.24.

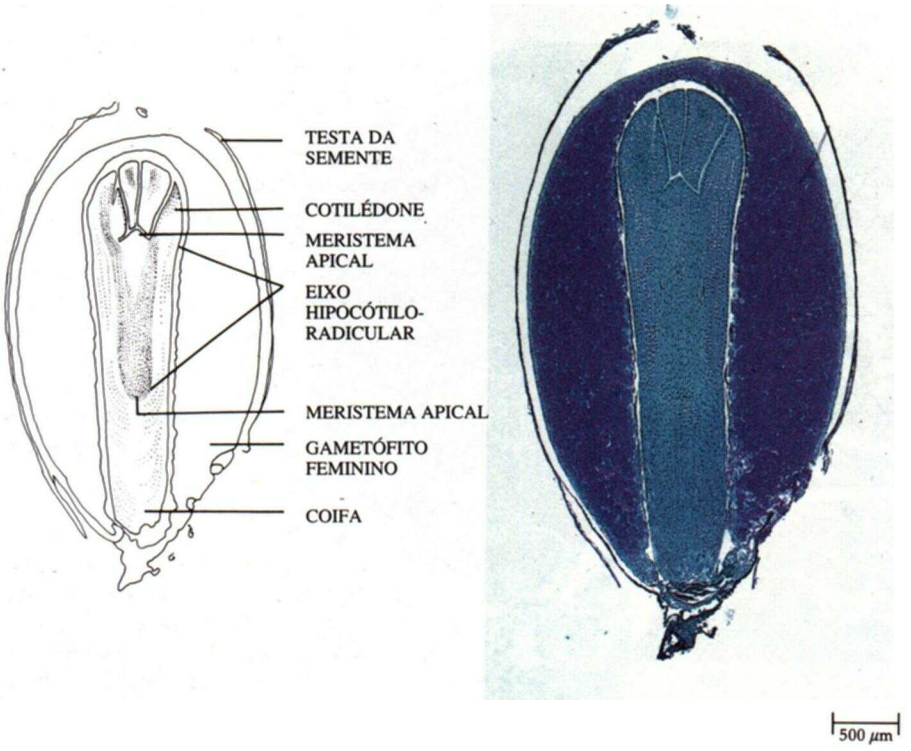
OUTRAS CONÍFERAS

Muito embora em outras coníferas (Figs. 17.22 até 17.29) faltem as folhas aciculares dos *Pinus* e possam também diferir em vários detalhes no sistema reprodutivo, as coníferas atuais formam um grupo bem homogêneo. Na maioria das outras coníferas diferentemente de *Pinus*, o ciclo reprodutivo ocorre durante um ano, isto é, as sementes são produzidas na mesma estação em que os óvulos foram polinizados. Em outras coníferas, o tempo decorrido entre a polinização e a fecundação usualmente varia de três dias até três ou quatro semanas, em vez dos 15 meses, mais ou menos, de *Pinus*.

Entre os gêneros mais importantes de coníferas além dos *Pinus*, estão os abetos (*Abies*, Fig. 17.22a), espruces (*Picea*), *Tsuga*, *Pseudotsuga*, ciprestes (*Cupressus*, Fig. 17.23) e juníperos (*Juniperus*, Fig. 17.25). Nos teixos (família Taxaceae), os óvulos não nascem em estróbilos, mas são solitários e rodeados por uma estrutura cupuliforme carnosa — o **arilo** (Fig. 17.26a). Vários outros gêneros de coníferas são encontrados no Hemisfério Sul. Alguns deles, como o pinheiro da ilha Norfolk (*Araucaria heterophylla*) e a *A. araucana*, são freqüentemente cultivadas em áreas onde o clima é ameno; plântulas do pinheiro da ilha Norfolk geralmente crescem como plantas de estufas (ou de interiores de casas).

Um dos grupos mais interessantes de coníferas é a família Taxodiaceae, que aparece nos registros fósseis há cerca de 150 milhões de anos e é representado hoje por espécies muito espalhadas, que são as remanescentes de populações que eram muito distribuídas durante o período Terciário (Fig. 17.29). Uma das mais importantes dessas é a *coast redwood*, *Sequoia sempervirens*, a planta vivente mais alta. A famosa *big tree*, (*Sequoiadendron giganteum*), que forma os bosques espetaculares distribuídos ao longo da vertente oeste da Serra Nevada da Califórnia, e os *bald cypresses* (*Taxodium*), do sudeste dos Estados Unidos e México (Fig. 17.27), também pertencem a esta família.

Como a maioria dos gêneros atuais de Taxodiaceae, *Metasequoia* tinha uma distribuição muito mais ampla no período Terciário do que atualmente. *Metasequoia* teve ampla distribuição na Eurásia e foi a conífera mais abundante no oeste e na parte ártica da América do Norte do final do período Cretáceo até a Época do Mioceno (cerca de 90 a 15 milhões de anos atrás). Este gênero ocorreu também no Japão e no leste da Sibéria até poucos milhões de anos atrás. O gênero *Metasequoia* foi primeiramente descrito de material fóssil pelo paleobotânico japonês Shigeru Miki em 1941 (Fig. 17.29). Três anos mais tarde o pesquisador chinês Tsang Wang, do Central Bureau of Forest Research, da China, visitou a vila de Motao-chi; na remota província de Sichuan na parte central do sul da China. Ali, ele descobriu uma enorme árvore de uma espécie que ele nunca tinha visto. Os nativos da área tinham construído um templo ao redor da base da árvore. Tsang coletou espécimes das folhas aciculares e dos estróbilos da árvore e estudou o material, revelando-se ser a mesma espécie de *Metasequoia*. Em 1948, o paleobotânico Ralph Chaney, da Universidade da Califórnia em Berkeley, fez uma expedição para o rio Yangtze e atravessou três montanhas até os vales onde cerca de 1.000 árvores estavam viven-



17.21
Pinus. *Seção longitudinal da semente. A testa da semente e o embrião representam gerações esporofíticas sucessivas* (2n), *com uma geração gametofítica intermediária.*

(a) (b)

17.22
Dois gêneros da família dos pinheiros (Pinaceae). (a) *Estróbilo feminino do* balsam fir (Abies balsamea). *Os estróbilos são eretos, com 5 a 10 centímetros de comprimento, e não caem inteiros no solo, como ocorre com* Pinus; *ele se desmonta e os pedaços caem, deixando partes presas à planta e liberando as sementes aladas.* (b) European larch (Larix decidua). *As folhas de Larix são aciculares, como as do pinheiro; elas nascem isoladas tanto nos ramos longos como nos ramos curtos e são arranjadas espiraladamente. Diferentemente da maioria das coníferas, as folhas de Larix são decíduas, isto é, elas caem ao final de cada estação de crescimento.*

17.23
Nos estróbilos subglobosos dos ciprestes, as escamas são bem densas como no Gowen cypress (Cupressus goveniana). *As pequenas árvores dessa espécie — cerca de 6 m de altura na maturidade — são encontradas somente próximo de Monterey, Califórnia.*

do; estas eram os últimos remanescentes do que foi uma grande floresta de *Metasequoia*. Milhares de sementes foram distribuídas, e este "fóssil vivo", pode ser visto hoje em parques e jardins de todo o mundo.

OUTRAS GIMNOSPERMAS ATUAIS

Cycadales

Os outros grupos de gimnospermas viventes são bastante diferentes uns dos outros. Entre eles estão as cicadáceas, divisão Cycadophyta, que são plantas semelhantes às palmeiras e encontradas principalmente nas regiões tropicais e subtropicais. Essas plantas apareceram há pelo menos 320 milhões de anos, durante o período Carbonífero, e foram tão numerosas na Era Mesozóica, juntamente com as superficialmente similares Cycadoideae, que este período é freqüentemente chamado a "Era das Cycadales e dos Dinossauros". As cicadáceas atuais compreendem 11 gêneros e cerca de 140 espécies. *Zamia pumila*, que ocorre geralmente nas florestas arenosas da Flórida, é a única cicadácea nativa dos Estados Unidos (Fig. 17.30).

A maioria das cicadáceas são plantas grandes; algumas atingem 18 metros ou mais de altura. Muitas têm um tronco distinto que é densamente coberto pelas bases das folhas imbricadas. As folhas funcionais ocorrem de forma característica no ápice do caule; assim, as cicadáceas lembram as palmeiras. (Por isso, um nome comum para algumas cicadáceas é "palmeira sagu".) Diferentemente das palmeiras, entretanto, as cicadáceas apresentam um crescimento secundário verdadeiro, formado a partir do câmbio vascular, apesar de não muito ativo; a porção central dos seus troncos consiste em uma grande massa de medula. As cicadáceas são freqüentemente muito tóxicas, possuindo abundantes compostos neurotóxicos e carcinogênicos. Elas abrigam cianobactérias e dão uma importante contribuição à fixação do nitrogênio, em áreas onde ocorrem.

As unidades reprodutivas das cicadáceas são folhas mais ou menos reduzidas, com esporângios unidos a elas e que são agrupados densa ou frouxamente em estruturas semelhantes a estróbilos no ápice da planta. Os estróbilos portadores de pólen e os portadores de sementes nascem em plantas separadas (Fig. 17.31). Seus anterozóides são móveis (Fig. 17.32).

Recentemente, o papel dos insetos na polinização das cicadáceas tem tido maior ênfase. Em espécies de vários gêneros, besouros de vários grupos têm sido freqüentemente associados com os estróbilos masculinos e menos freqüentemente com os femininos. Por exemplo, os gorgulhos (família Curculionidae) do gênero *Rhopalotria* desenvolvem todo seu ciclo de vida sobre e dentro dos estróbilos masculinos de *Zamia* e também visitam os estróbilos femininos. Os besouros que se alimentam de pólen, embora não sejam gorgulhos, têm certamente estado presentes durante toda a vida das cicadáceas; parece razoável assumir que existe um relacionamento muito longo entre os dois grupos. Parece menos certo que a polinização pelo vento tinha um papel importante na polinização das cicadáceas, apesar de geralmente se admitir tal situação.

Ginkgo

A *Ginkgo biloba* é facilmente reconhecível pelas folhas flabeladas, ramos abertos e padrão de nervação dicotômico (Fig. 17.33). É uma árvore atraente e majestosa, porém de crescimento lento, que pode atingir até 30 metros de altura ou mais. As folhas dos brotos de Ginkgo são mais ou menos inteiras, enquanto aquelas das plantas e plântulas são profundamente lobadas. Diferentemente da maioria das outras Gimnospermas, as *Ginkgo* são decíduas, e suas folhas tornam-se douradas antes de caírem, no outono.

Ginkgo biloba é a única espécie sobrevivente do gênero e tem mudado muito pouco ao longo de mais de 80 milhões de anos de sobrevivência. É também o único membro vivente da divisão Ginkgophyta. Esta espécie partilha algumas características com os outros gêneros de Gimnospermas que viveram a partir do período Permiano, cerca de 280 milhões de anos atrás. Provavelmente não existem mais plantas de *Ginkgo* nativas de seus habitats naturais, em todo o mundo, porém as árvores são preservadas nos arredores de templos na China e Japão. A espécie foi introduzida em outras partes do mundo, e são bem representadas em parques e jardins de regiões temperadas, nos últimos 200 anos. *Ginkgo* é especialmente resistente ao ar poluído, sendo por isso comumente cultivado em áreas urbanas.

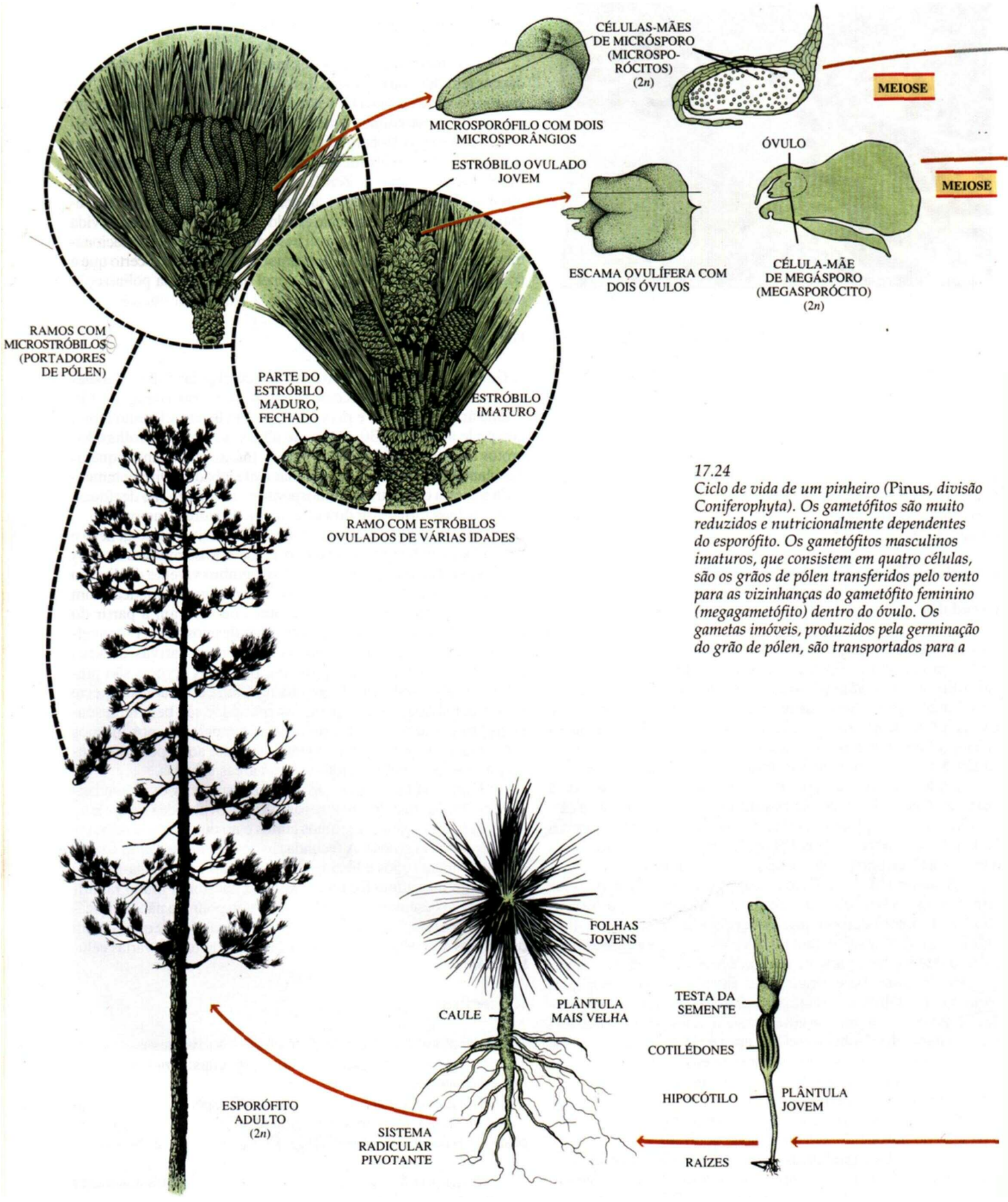
Como as cicadáceas, Ginkgo possui seus óvulos e microsporângios em indivíduos separados. Os óvulos de *Ginkgo* nascem aos pares no ápice de ramos curtos e no outono produzem sementes de testa carnosa. A fecundação dos óvulos de *Ginkgo* pode ocorrer somente após a liberação das mesmas pela planta-mãe. O gametófito masculino forma um sistema haustorial muito ramificado, que se desenvolve a partir de um tubo polínico não ramificado. Ligado a este sistema está uma estrutura saciforme que contém os núcleos do tubo, não incluído pela célula do tubo e várias células internas.

Gnetophyta

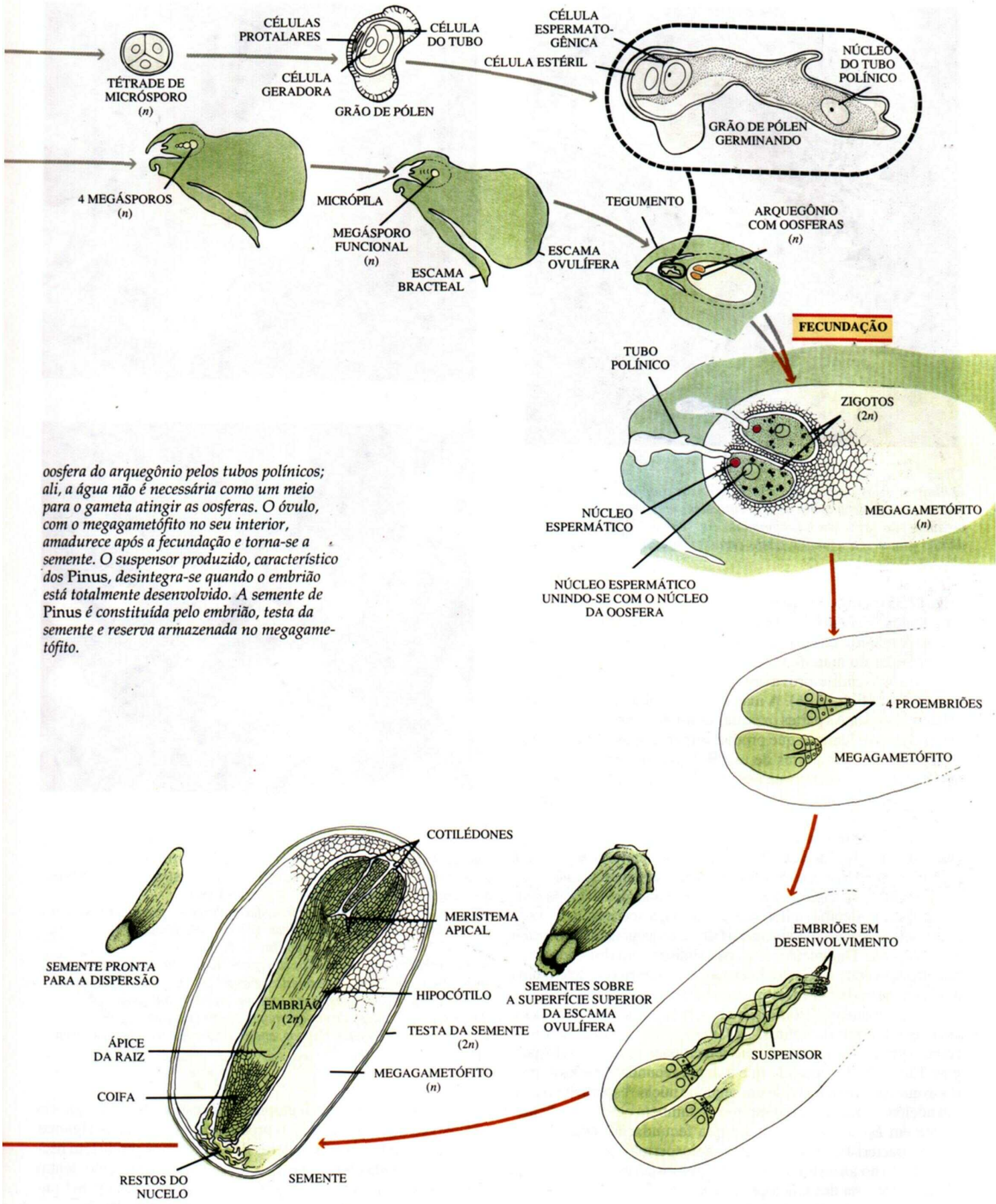
As Gnetophyta compreendem três gêneros viventes e cerca de 70 espécies de gimnospermas muito especiais: *Gnetum, Ephedra* e *Welwitschia*.

Gnetum é um gênero de cerca de 30 espécies, que incluem árvores e trepadeiras com folhas grandes e cartáceas, que lembram bastante as das dicotiledôneas (Fig. 17.34). O gênero é encontrado na maioria das regiões tropicais.

A maioria das 35 espécies de *Ephedra* são arbustos muito ramificados, com folhas inconspícuas, pequenas e escamiformes



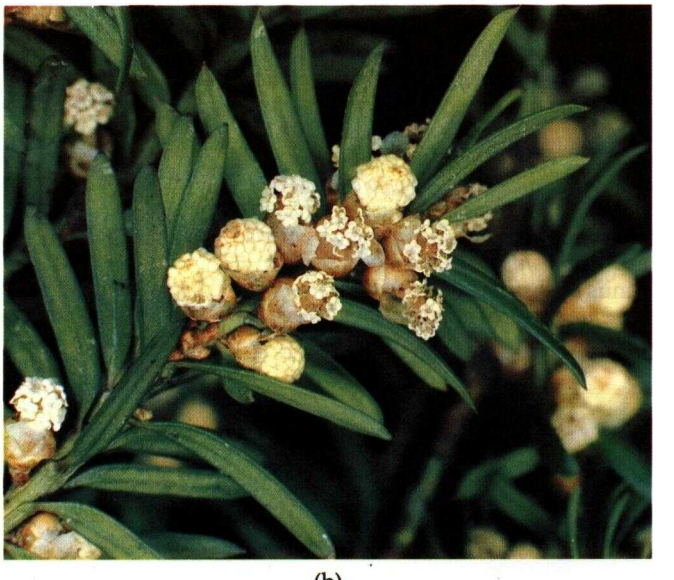
17.24
*Ciclo de vida de um pinheiro (*Pinus*, divisão Coniferophyta). Os gametófitos são muito reduzidos e nutricionalmente dependentes do esporófito. Os gametófitos masculinos imaturos, que consistem em quatro células, são os grãos de pólen transferidos pelo vento para as vizinhanças do gametófito feminino (megagametófito) dentro do óvulo. Os gametas imóveis, produzidos pela germinação do grão de pólen, são transportados para a*



oosfera do arquegônio pelos tubos polínicos; ali, a água não é necessária como um meio para o gameta atingir as oosferas. O óvulo, com o megagametófito no seu interior, amadurece após a fecundação e torna-se a semente. O suspensor produzido, característico dos Pinus, *desintegra-se quando o embrião está totalmente desenvolvido. A semente de* Pinus *é constituída pelo embrião, testa da semente e reserva armazenada no megagametófito.*

17.25
O junípero mais comum (Juniperus communis) *tem estróbilos femininos esféricos como os dos ciprestes, mas em juníperos as escamas são carnosas e fusionadas. As "bagas" dos juníperos dão ao gim o seu aroma e gosto característicos.*

(a)



(b)

17.26
As coníferas da família dos taxos (Taxaceae) têm sementes que são rodeadas por uma cúpula carnosa — o arilo. O arilo atrai pássaros e outros animais, estes comem a estrutura e dispersam a semente. (a) *Representantes do gênero* Taxus, *os* yews *— que ocorrem no Hemisfério Norte — produzem estruturas ovuladas carnosas e vermelhas.* (b) *Microstróbilos com microsporófilos e microsporângios de* Taxus. *Os megastróbilos e microstróbilos são encontrados em indivíduos separados. As sementes e as folhas em* Taxus *contêm uma substância tóxica e representam uma das principais causas de envenenamento em crianças por plantas nos Estados Unidos, embora casos fatais sejam extremamente raros.*

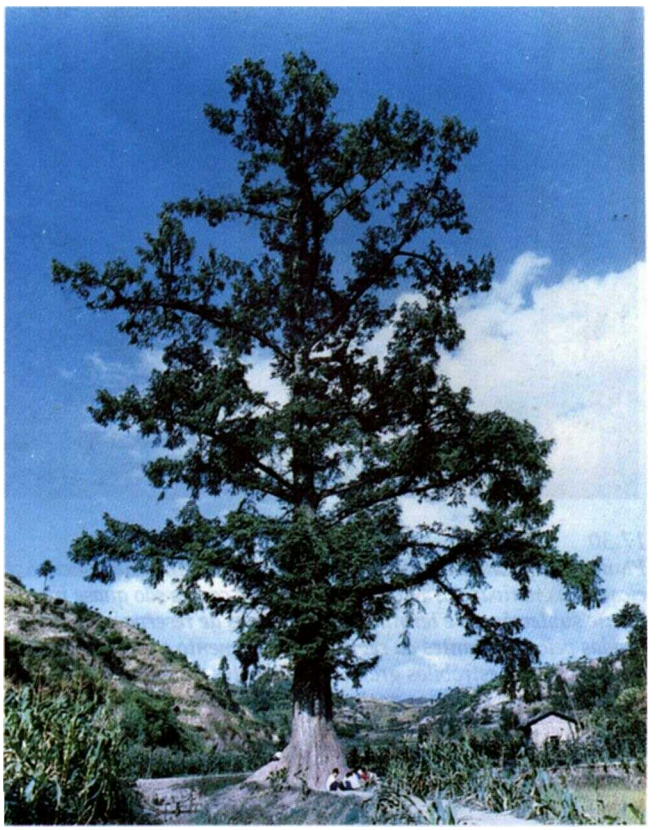
(Fig. 17.35). Com suas folhas pequenas e caules aparentemente articulados, *Ephedra* lembra superficialmente o gênero *Equisetum*. A maioria das espécies de *Ephedra* habita áreas desérticas ou áridas do mundo.

Welwitschia é provavelmente a planta vascular vivente mais bizarra (Fig. 17.36). A maior parte da planta fica enterrada no solo arenoso. As partes expostas consistem em um disco côncavo, maciço e lenhoso que produz somente duas folhas longas, com os ramos portadores de estróbilos aparecendo do tecido meristemático que ocorre na margem do disco. *Welwitschia* cresce nos desertos costeiros do sudoeste da África, na Angola, Namíbia e África do Sul.

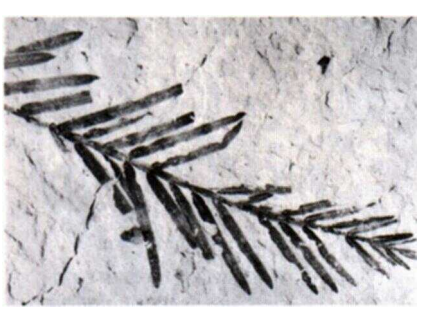
Apesar de os gêneros de Gnetophyta serem claramente relacionados e por isso acertadamente colocados juntos, eles diferem em várias características. Porém tais gêneros têm muitas características similares às angiospermas, tais como a semelhança de seus estróbilos com algumas inflorescências de angiospermas, a presença de elementos de vasos no xilema e a falta de arquegônios em *Gnetum* e *Welwitschia*. Durante décadas, os cientistas têm discutido se as semelhanças entre as Gnetophyta e as angiospermas refletem uma origem a partir de um ancestral comum ou evolução paralela.

Recentemente, com base em cuidadosas comparações e análises macromoleculares, as Gnetophyta são consideradas como o grupo mais intimamente relacionado com as angiospermas. Em 1990, foi referido que a dupla fecundação — um processo que envolve a fusão de um segundo núcleo espermático com um núcleo do gametófito feminino — também ocorre freqüentemente em *Ephedra*. Assim, a dupla fecundação, considerada como característica exclusiva das angiospermas, pode ter-se desenvolvido no ancestral comum das angiospermas e das Gnetophyta. Nenhuma das Gnetophyta viventes, entretanto, pode ser considerada como ancestral das angiospermas — cada um dos três gêneros viventes de Gnetophyta tem especializações que são exclusivas. As estruturas de reprodução de pelo menos algumas espécies de todos os três gêneros de Gnetophyta produzem néctar e são visitadas por insetos. A polinização pelo vento dentro do grupo é muito efetiva. Porém, os insetos têm um papel importante na polinização dessas plantas tão características.

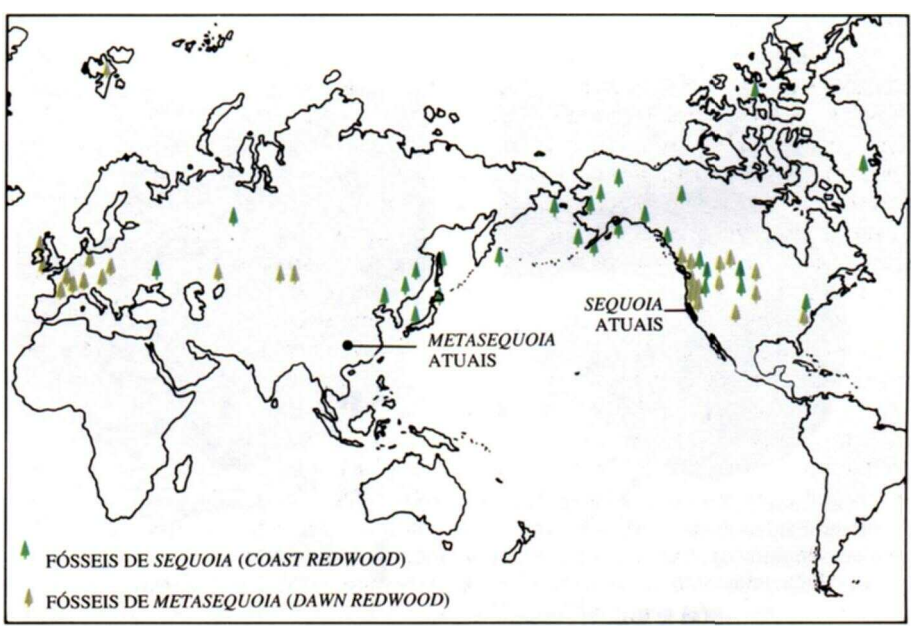
17.27
*O taxodium (*Taxodium distichum*) é uma árvore com ramos decíduos que cresce nos pântanos do sudeste dos Estados Unidos. Nesta fotografia, tirada no outono, as folhas começaram a mudar de cor. A epífita* Tillandsia usneoides *é bastante relacionada com essa planta e aparece pendente nos ramos das árvores.*



17.28
Metasequoia glyptostroboides. *Esta árvore cresce na Província Hubei, na região central da China, e tem mais de 400 anos de idade.*



17.29
Ramo fóssil de Metasequoia, *com cerca de 50 milhões de anos. O mapa, que acompanha esta figura, mostra a distribuição geográfica de alguns representantes fósseis e viventes da família Taxodiaceae.*



17.30
Plantas masculinas e femininas de Zamia pumila, *a única espécie de cicadáceas nativas dos Estados Unidos. Os caules são quase inteiramente subterrâneos e terminam pelas raízes de reserva, que eram usadas pelos habitantes da região, como alimento e como fonte de amido. Os dois estróbilos grandes e cinzentos no solo são megastróbilos; os cones castanhos e menores são microstróbilos.*

Resumo

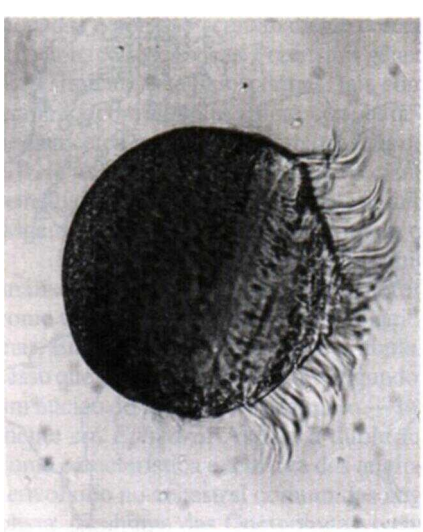
As plantas com sementes consistem em cinco divisões com representantes atuais. Uma dessas, a de maior sucesso, é a das angiospermas (divisão Anthophyta), caracterizada por um conjunto exclusivo de caracteres reprodutivos. As quatro restantes, menos especializadas, são chamadas coletivamente de gimnospermas.

Além da produção de sementes, todas as plantas com sementes portam macrofilos. Os pré-requisitos para formação das sementes incluem: heterosporia; retenção do único megásporo (ou, nas angiospermas, dos produtos da única divisão meiótica); desenvolvimento do embrião ou do esporófito jovem,

(a)

(b)

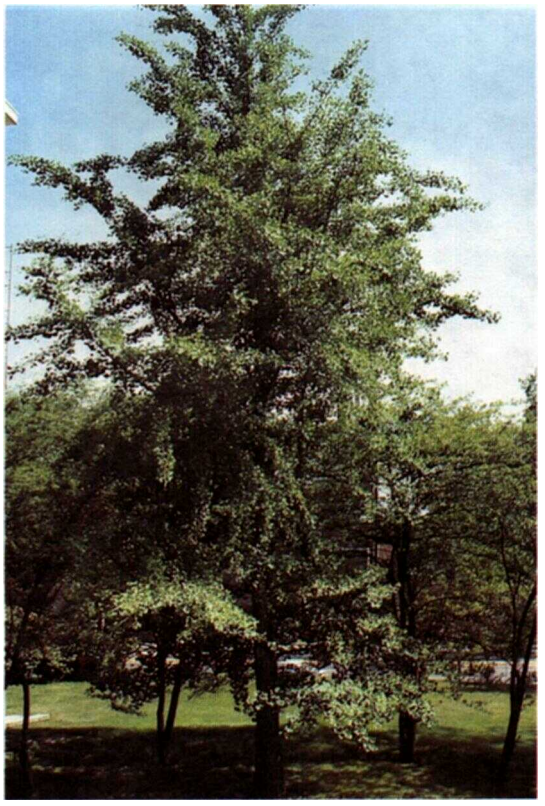
17.31
(a) Encephalartos ferox, *uma cicadácea nativa da África. É mostrada aqui uma planta feminina com estróbilos.* (b) *Uma planta feminina de* Cycas siamensis. *Vários megasporófilos foram removidos para revelar as sementes na superfície superior de outros megasporófilos.*



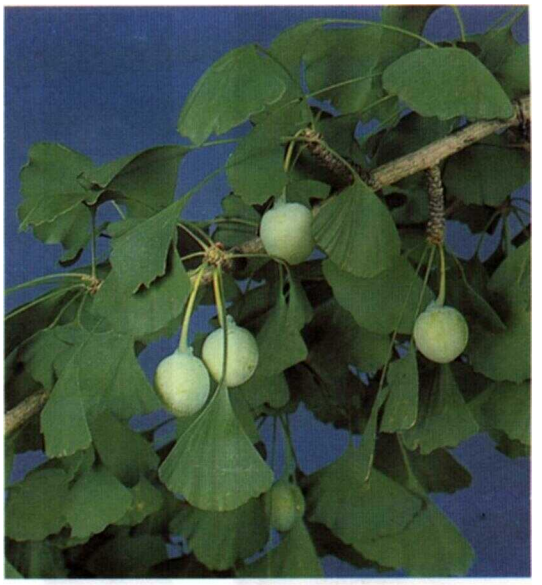
(a) 100 μm

(b) 100 μm

17.32
A reprodução sexual nas cicadáceas e em Ginkgo *é bem diferente, pela combinação de gametas móveis (anterozóides) com tubos polínicos.* (a) *O anterozóide da cicadácea* Zamia pumila, *nadando devido aos seus cerca de 40.000 flagelos.* (b) *Os anterozóides são transportados para a vizinhança da oosfera do óvulo, por meio de um tubo polínico.*



(a)



(b)

17.33 FRUTO

(a) Ginkgo biloba. *Esta árvore recebeu seu nome inglês* (maidenhair tree) *devido à semelhança entre as suas folhas e os folíolos das avencas* (maidenhair). *(b) Folhas e sementes carnosas de* Ginkgo, *ligadas aos ramos curtos.*

(a)

(b)

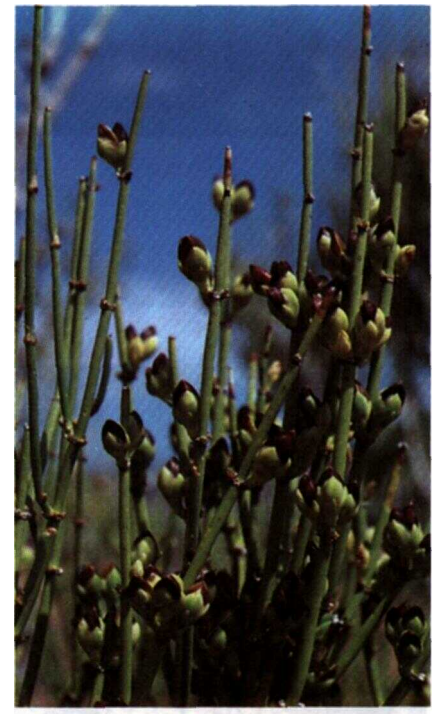
(c)

17.34
Folhas coriáceas e grandes de Gnetum *que lembram as de algumas dicotiledôneas. As espécies de* Gnetum *crescem como arbustos ou trepadeiras lenhosas nas florestas tropicais e subtropicais.* (a) *Uma inflorescência funcionalmente microsporangiada.* (b) *Inflorescência microsporangiada e folhas.* (c) *Sementes carnosas e folhas.* (b) *e* (c) *foram fotografados na Região Amazônica, no sul da Venezuela.*

(a)

(b)

(c)



(d)

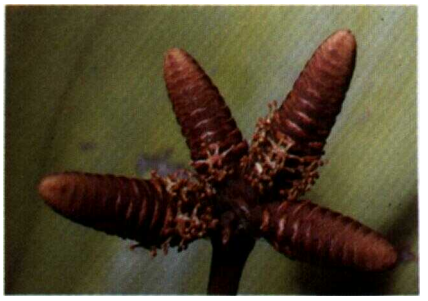
17.35
Ephedra *é o único dos três gêneros atuais de Gnetophyta encontrado nos Estados Unidos. (a) Arbusto masculino de* Ephedra viridis, *na Califórnia. É um arbusto densamente ramificado que tem folhas escamiformes, como os outros membros do gênero.* (b) *Estróbilo microsporangiado de E. viridis. Note as folhas escamiformes no caule.* (c) Ephedra trifurea, *do Arizona, com estróbilo microsporangiado.* (d) *Planta feminina de* E. viridis *com sementes.*

dentro do megagametófito e tegumentos. Todas as sementes consistem em uma testa, derivada do(s) tegumento(s), um embrião e reserva armazenada, que pode ser transferida ao embrião antes da maturação da semente. Nas gimnospermas, a reserva armazenada é o próprio gametófito feminino haplóide.

As estruturas semelhantes a sementes mais antigas ocorreram em estratos do final do período Devoniano, cerca de 360 milhões de anos atrás. Os prováveis ancestrais das gimnospermas e angiospermas são as progimnospermas, um grupo de plantas não-produtoras de sementes, que podem também ter dado origem separadamente às pteridospermas e às samambaias. Entre os maiores grupos de gimnospermas extintas estão as variadas pteridospermas (divisão Pteridospermophyta) e as cicadóideas (divisão Cycadeoidophyta), que lembram as cicadáceas mas apresentam estróbilo bissexuado.

As gimnospermas viventes compreendem quatro divisões: Cycadophyta, Ginkgophyta, Coniferophyta e Gnetophyta. Seus ciclos de vida são bem similares: uma alternância de gerações heteromórficas com esporófitos grandes e independentes e gametófitos muito reduzidos. Os óvulos (megasporângio mais tegumento(s)) são expostos sobre a superfície de megasporófilos ou estruturas análogas. Na maturidade, o gametófito feminino da maioria das gimnospermas é uma estrutura multicelular com vários arquegônios. Os gametófitos masculinos desenvolvem-se como

(a)



(b)

(c)

17.36
A Gnetophyta Welwitschia mirabilis, *encontrada somente no deserto da Namíbia e regiões próximas no sudoeste da África.* Welwitschia *produz somente duas folhas, que continuam a crescer por toda a vida da planta. À medida que crescem, as folhas têm os seus ápices destruídos e rompem-se longitudinalmente; assim, as plantas mais velhas parecem ter numerosas folhas.* (a) *Planta com grande produção de sementes.* (b) *Estróbilo microsporangiado* (c) *Estróbilo ovulado; o inseto é um* fire bug, *sugando seiva do estróbilo.* Welwitschia *é planta dióica.*

grãos de pólen. Os anterídios estão ausentes em todas as plantas com sementes. Nas gimnospermas, os gametas masculinos aparecem diretamente das células espermatógenas. Exceto nas cicadáceas e *Ginkgo*, que apresentam gametas flagelados (anterozóides), os gametas das plantas com sementes são imóveis.

Nas plantas com sementes, a água não é mais necessária para fornecer condições aos gametas de alcançarem a oosfera; ao invés disso, os gametas são conduzidos para as oosferas por uma combinação de polinização e formação de tubo polínico. A polinização nas plantas com sementes é a transferência do pólen do microsporângio para o megasporângio. Subseqüentemente, um gameta do gametófito masculino (grão de pólen germinado) se une com a oosfera, que na maioria das gimnospermas é localizada no arquegônio. O segundo gameta aparentemente não é funcional (exceto talvez em *Ephedra*) e se desintegra. Após a fecundação nas plantas com sementes, cada óvulo se desenvolve em uma semente.

As coníferas (divisão Coniferophyta) representam o maior grupo e o mais diversificado das gimnospermas viventes, com cerca de 50 gêneros e de 550 espécies. Elas dominam em muitas comunidades vegetais em todo o mundo e incluem os pinheiros, abetos, ciprestes e outras árvores muito familiares em várias latitudes do Hemisfério Norte. As cicadáceas atuais (divisão Cycadophyta) consistem em 11 gêneros e cerca de 140 espécies; são principalmente tropicais, das regiões mais quentes. As cicadáceas são plantas semelhantes a palmeiras com tronco e crescimento secundário. Há somente uma espécie vivente da divisão Ginkgophyta, *Ginkgo biloba*, que é conhecida somente através de cultivo. Os três gêneros da divisão Gnetophyta são os mais relacionados às angiospermas (divisão Anthophyta), com as quais compartilham muitas características.

Sugestão para Leituras Adicionais

Beck, Charles B. (ed.): *Origin and Evolution of Gymnosperms*, Columbia University Press, New York, 1988.

Uma série de excelentes trabalhos contemporâneos sobre diferentes aspectos da evolução das gimnospermas.

Bierhorst, David W.: *Morphology of Vascular Plants*, Macmillan Publishing Company, New York, 1971.

Um tratamento enciclopédico e profusamente ilustrado sobre a morfologia das plantas vasculares.

Gifford, Ernest M., and Adriance S. Foster: *Morphology and Evolution of Vascular Plants*, 3d ed., W.H. Freeman and Company, New York, 1989.

Um tratamento geral e bem organizado das plantas vasculares, contendo muitas interpretações baseadas em diferentes materiais.

Niklas, Karl J.: "Aerodynamics of Wind Pollination," *Scientific American*, July 1987, pages 90-95.

O complexo aerodinâmico dos grãos de pólen e as estruturas onde eles pousam exercem um alto grau de controle no processo, aparentemente ao acaso, da captura do pólen.

Norstog, Knut: "Cycads and the Origin of Insect Pollination," *American Scientist* 75:270-279, 1987.

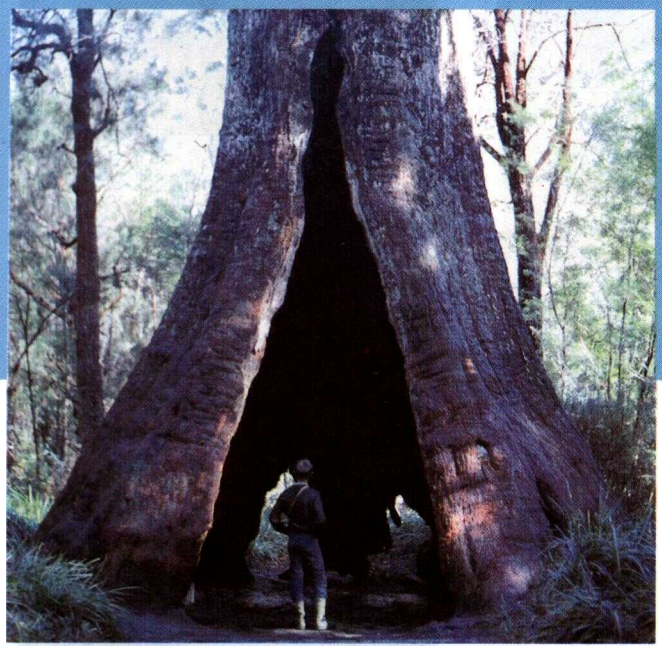
A extensão da polinização por insetos nessas plantas antigas está apenas começando a ser entendida.

Taylor, Thomas N.: "Reproductive Biology in Early Seed Plants," *BioScience* 32:23-28, 1982.

Uma boa revisão das características reprodutivas das primeiras plantas com sementes.

CAPÍTULO 18

Introdução às Angiospermas



18.1
*Um eucalipto gigante (*Eucalyptus jacksonii*) crescendo no Vale dos Gigantes, no sudoeste da Austrália. Note o homem em frente à base oca desta enorme angiosperma.*

A maioria das plantas visíveis constitui-se atualmente de angiospermas. Árvores, arbustos, gramados, campos de trigo e milho; frutas e legumes nas cestas de uma mercearia; as cores brilhantes na vitrine de uma floricultura; cactos e roseiras espinhentas; onde quer que você esteja, as plantas com flores também estarão.

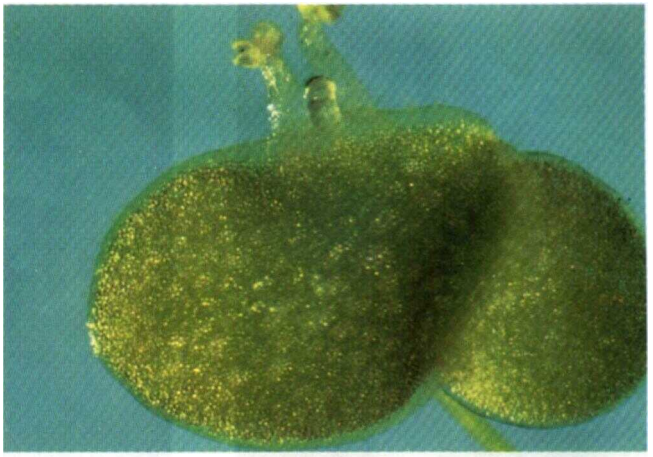
As angiospermas constituem-se na divisão Anthophyta, que inclui cerca de 235.000 espécies, sendo, de longe, a maior divisão de organismos fotossintetizantes. As características vegetativas das angiospermas são muito diversas. Elas variam em tamanho desde espécies de *Eucalyptus* com mais de 100 metros de altura e 20 metros de circunferência (Fig. 18.1), até algumas monocotiledôneas flutuantes e simples, que medem até 1 mm de comprimento (Fig. 18.2). Algumas angiospermas são lianas que alcançam as alturas do dossel das florestas tropicais úmidas, enquanto outras são epífitas, que crescem sobre os ramos deste dossel. Muitas angiospermas, como os cactos, possuem adaptações para viver em regiões extremamente áridas. Por mais de 100 milhões de anos as angiospermas têm dominado o planeta.

Em termos de sua história evolutiva, as angiospermas são um grupo de plantas com sementes que apresentam algumas características especiais: flores, frutos e características de seu ciclo de vida que diferem daqueles de outros organismos. Neste capítulo, iremos delinear estas características e colocá-las em perspectiva; no capítulo seguinte, discutiremos a evolução das angiospermas. Na Seção 4, consideraremos detalhadamente a estrutura e o desenvolvimento do corpo da planta (esporófito) das angiospermas.

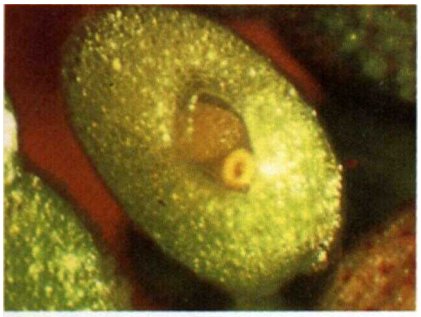
A divisão Anthophyta inclui duas classes: as Monocotiledôneas, com cerca de 65.000 espécies (Fig. 18.3), e as Dicotiledôneas, com cerca de 170.000 espécies (Fig. 18.4). As semelhanças entre estes dois grupos são bem maiores que as diferenças; apesar disto, as duas classes são claramente reconhecíveis. As monocotiledôneas incluem plantas familiares como as gramíneas, lírios, íris, antúrios e palmeiras. As dicotiledôneas incluem quase todas as árvores e arbustos conhecidos (exceto as gimnospermas) e a maioria das ervas (plantas não lenhosas). As principais diferenças entre mono e dicotiledôneas estão relacionadas no Quadro 18.1.

Em termos de seu modo de nutrição, todas as angiospermas, com poucas exceções, têm vida livre; formas parasitas e sa-

(a)

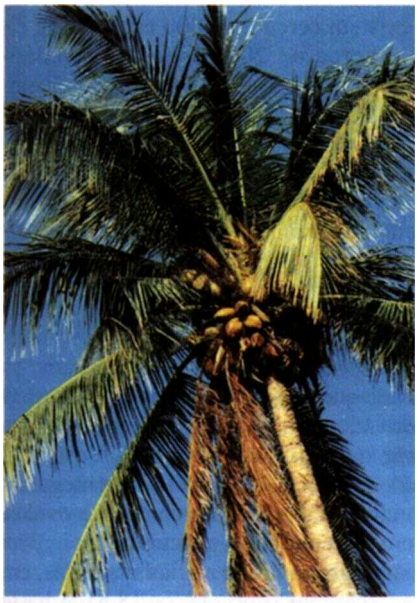


(c)



(b)

18.2
*Membros da família Lemnaceae são as menores plantas com flores; suas características estruturais as colocam como parentes bastante reduzidos da família dos antúrios (Araceae), que inclui ainda o copo-de-leite (*Zantedeschia*) e os filodendros (*Philodendron*).* (a) *Uma abelha pousada sobre uma camada flutuante de três espécies de Lemnaceae. A maior planta é* Lemna gibba, *com cerca de 2 a 3 mm de comprimento; as menores são duas espécies de* Wolffia, *com até 1 milímetro de comprimento.* (b) *Uma planta florida de* W. borealis *com um estigma circular e côncavo (parecido com uma rosquinha) e uma antera diminuta logo acima, ambas projetando-se de uma cavidade central. Toda a planta tem menos de 1 mm de comprimento.* (c) *Planta florida de* L. gibba; *dois estames e um estilete saindo de uma cavidade na superfície superior da folha.*

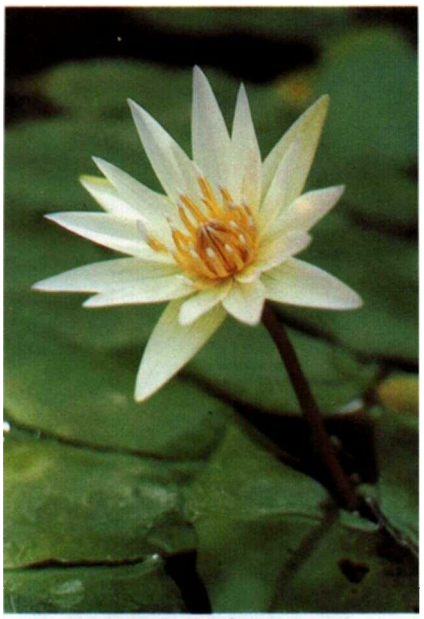


(a)

(b)

(c)

18.3
Monocotiledôneas. (a) *Um membro da família das palmeiras, o coqueiro* (Cocos nucifera), *crescendo em Tehuantepec, Oaxaca, México. O fruto do coqueiro é uma drupa, não uma noz (ver Cap. 19).* (b) *Flores e frutos da banana* (Musa × paradisiaca). *A flor da bananeira possui ovário ínfero, e o ápice de seu fruto tem uma cicatriz deixada pelas partes florais caídas.* (c) *O arroz* (Oryza sativa) *é um membro das gramíneas* (Poaceae).



(a)

(b)

(c)

18.4
Dicotiledôneas. (a) *Nenúfar* (Nymphaea odorata). *A flor bastante odorífera desta espécie possui numerosas pétalas e estames, sendo regular, isto é, com simetria actinomorfa. O gênero* Nymphaea *é amplamente distribuído nas regiões tropicais e temperadas de todo o mundo.* (b) *Cacto saguaro* (Carnegiea gigantea). *Os cactos, com cerca de 2.000 espécies, são encontrados quase que exclusivamente no Novo Mundo. Os caules suculentos, que armazenam água e possuem cloroplastos, assumiram a função fotossintética das folhas.* (c) *Hepatica americana, que floresce em florestas decíduas (nos EUA) no começo da primavera. As flores não têm pétalas, mas possuem de seis a 10 sépalas e numerosos estames e carpelos dispostos espiraladamente.*

Quadro 18.1 ***Principais Diferenças entre Mono- e Dicotiledôneas***

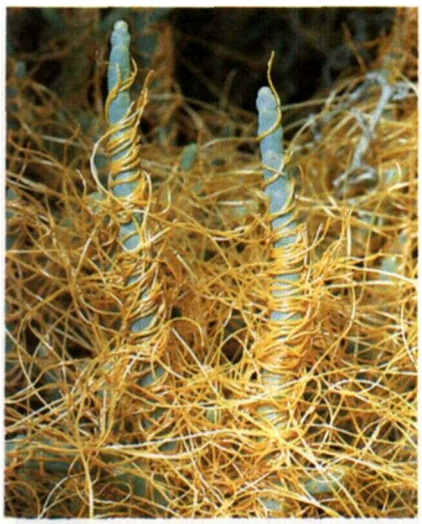
Característica	Dicotiledôneas	Monocotiledôneas
Partes florais	Múltiplos de 4 ou 5 (usualmente)	Múltiplos de 3 (usualmente)
Pólen	Basicamente tricolpado (com três sulcos ou poros)	Basicamente monocolpado (com um sulco ou poro)
Cotilédones	Dois	Um
Nervação da folha	Usualmente em rede	Usualmente paralela
Feixes vasculares primários do caule	Em um anel	Disposição complexa
Crescimento secundário, com câmbio vascular	Comumente presente	Ausente

prófitas existem, no entanto (Fig. 18.5). Estas duas últimas categorias, em sua grande maioria, não possuem clorofila. Foi demonstrado recentemente que muitas ou talvez todas as angiospermas saprófitas (que obtêm seus nutrientes através da matéria orgânica em decomposição) têm relações obrigatórias com fungos micorrízicos, os quais têm um relacionamento com uma segunda planta, neste caso uma angiosperma ativamente fotossintetizante. O fungo forma uma ponte de transferência de carboidratos da planta fotossintetizante à "saprófita". Assim a planta receptora poderia ser chamada mais corretamente de parasita, pelo menos em parte. Além destas plantas, existem cerca de 2.800 espécies de dicotiledôneas parasitas, e cerca de 200 espécies de monocotiledôneas nestas condições. Entre as dicotiledôneas incluem-se o visco, *Cuscuta* (Fig. 18.5a) e *Rafflesia* (Fig. 18.5c). Interessante é a existência de apenas uma espécie de gimnosperma parasita, *Parasitaxus ustus* da Nova Caledônia. As angiospermas parasitas formam órgãos de absorção especializados, os haustórios, através dos quais elas penetram nos tecidos de seu hospedeiro.

A Flor

A flor é um ramo determinado que porta esporófilos (Fig. 18.6). O nome "angiosperma" é derivado do grego *angeion,* que significa "vaso, recipiente", e *sperma,* que significa "semente". A estrutura definitiva da flor é o carpelo — o "vaso". O carpelo é um megafilo, especializado e soldado longitudinalmente. Ele contém os óvulos, os quais se desenvolvem em sementes após a fecundação.

As flores podem estar agrupadas de várias maneiras, em estruturas chamadas **inflorescências** (Figs. 18.7 e 18.8). A haste de uma inflorescência ou de uma flor solitária é conhecida como **pedúnculo,** enquanto a de uma flor individual de uma inflorescência é chamada de **pedicelo.** A parte da haste floral nas quais as partes da flor estão fixadas é denominada de **receptáculo.** Como qualquer outro ápice de ramo, o receptáculo consiste em



(a)

(b)

(c)

18.5
Angiospermas parasitas e saprófitas. Estas plantas têm pouca ou nenhuma clorofila; elas obtêm seus nutrientes através da fotossíntese de outras plantas. (a) *Cipó-chumbo* (Cuscuta salina), *uma parasita de coloração amarelo-ovo. O cipó-chumbo é um membro da família da batata-doce (Convolvulaceae).* (b) Monotropa uniflora, *uma "saprófita" que obtém seu alimento através das raízes de outras plantas, pelas hifas de fungos associadas às suas raízes.* (c) *A maior flor do mundo,* Rafflesia arnoldii, *no Monte Sago, Sumatra. Plantas deste gênero são parasitas de raízes de membros da família da uva (Vitaceae). Todas estas plantas são dicotiledôneas. Existem 3.000 espécies de angiospermas parasitas, incluídas em 17 famílias.*

nós e entrenós. Na flor os entrenós são muito pequenos, e conseqüentemente os nós ficam muito próximos uns dos outros.

Muitas flores incluem duas séries de apêndices estéreis, as **sépalas** e **pétalas**, que estão fixadas ao receptáculo abaixo das partes florais férteis, os **estames** e **carpelos**. As sépalas originam-se abaixo das pétalas, e os estames originam-se abaixo dos carpelos. Coletivamente as sépalas formam o **cálice**, e as pétalas, a **corola**. Juntos, cálice e corola formam o **perianto**. As sépalas e pétalas têm essencialmente estrutura foliácea. Comumente as sépalas são verdes e as pétalas vivamente coloridas, embora, em muitas flores, membros dos dois verticilos possuam cores similares.

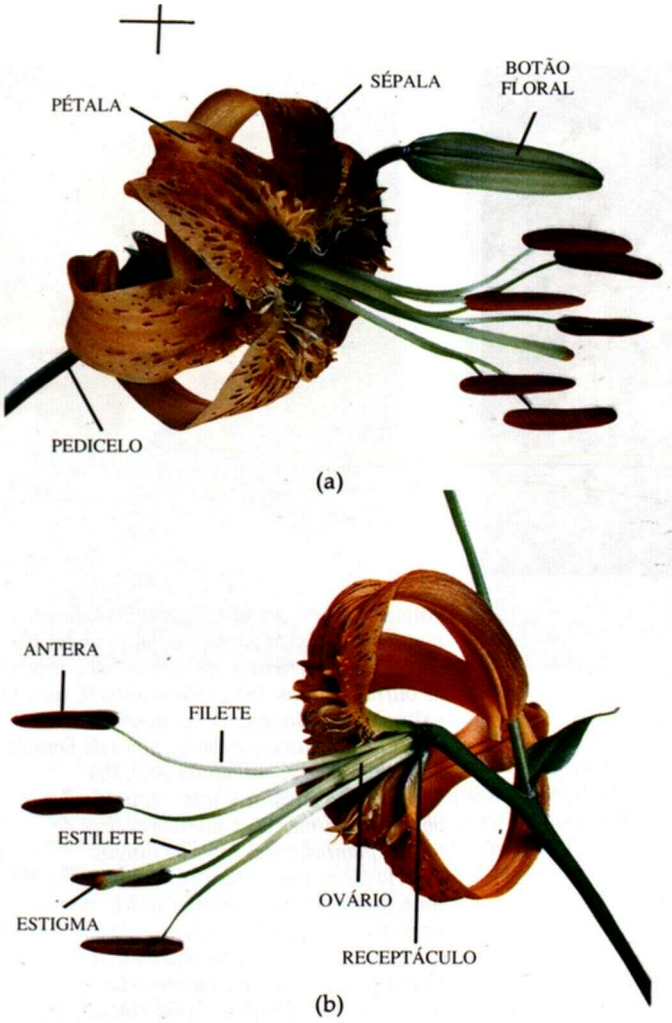
Os estames — coletivamente o **androceu** ("casa de homem") — são microsporófilos. Em todas as angiospermas, com poucas exceções, o estame é constituído de uma haste, ou **filete**, que sustenta uma **antera** bilobada, contendo quatro microsporângios, ou sacos polínicos.

Os carpelos — coletivamente o **gineceu** ("casa de mulher") — são megasporófilos dobrados e soldados pelo comprimento, abrigando um ou mais óvulos. Uma flor pode conter um ou mais carpelos. Se mais de um carpelo está presente, eles podem estar separados ou fundidos, em parte ou totalmente. Algumas vezes o carpelo individual ou o grupo de carpelos fundidos é chamado de pistilo. A palavra "pistilo" tem a mesma raiz que a palavra "pilão",* o instrumento com forma similar usado pelos farmacêuticos para triturar substâncias em um almofariz.

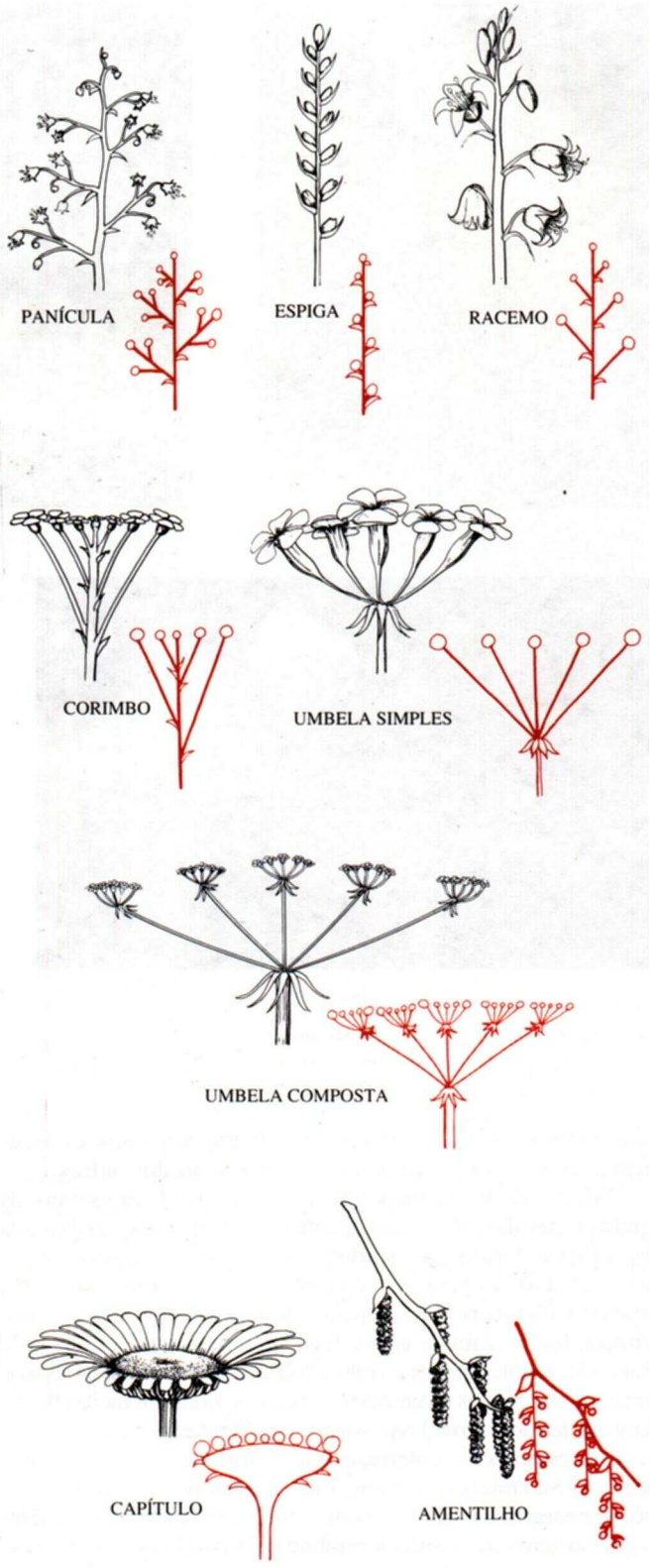
Na maioria das flores, os carpelos individuais, ou grupo de carpelos fundidos, estão diferenciados em uma parte inferior, o **ovário**, a qual envolve os óvulos, e uma parte superior, **o estigma**, a qual recebe o pólen. Em muitas flores, uma estrutura mais ou menos alongada, o **estilete**, conecta o estigma com o ovário. Se os carpelos estão fundidos, pode ter um estilete ou estigma em comum, ou cada carpelo pode reter um estilete e estigma separados. O ovário comumente encontrado nas flores com carpelos fundidos é geralmente (mas nem sempre) dividido em dois ou mais lóculos, câmaras do ovário que contêm os óvulos. O número de lóculos é usualmente relacionado ao número de carpelos do gineceu.

A porção do ovário de onde os óvulos se originam e à qual permanecem fixados é denominada **placenta**. O arranjo das placentas (placentação) e, conseqüentemente, dos óvulos varia entre os diferentes grupos de plantas com flores (Fig. 18.9). Em algumas flores, a placentação é **parietal**, isto é, os óvulos estão fixados na parede do ovário ou em extensões desta. Em outras

*N.T.: *Pestle*, em inglês.

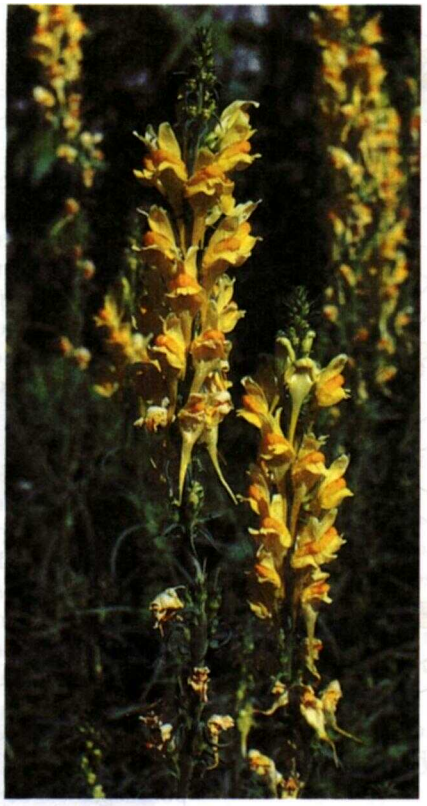


18.6
Partes de uma flor de lírio (Lilium henryi). (a) *Uma flor intacta. Em algumas flores, como os lírios, as sépalas e pétalas são semelhantes entre si, e as partes do perianto, então, são denominadas de tépalas. Note que as sépalas estão fixadas ao receptáculo, abaixo das pétalas.* (b) *Uma flor parcialmente dissecada, com duas tépalas e dois estames removidos para revelar o ovário, estilete e estigma. O estame é composto pelo filete e pela antera. Note que as sépalas, pétalas e estames estão fixados ao receptáculo abaixo do ovário, o qual é formado nesta flor por três carpelos fundidos. Esta flor é designada hipógina.*



18.7
Ilustrações de alguns tipos comuns de inflorescências encontradas nas angiospermas, acompanhadas por diagramas simplificados (em vermelho).

(a)

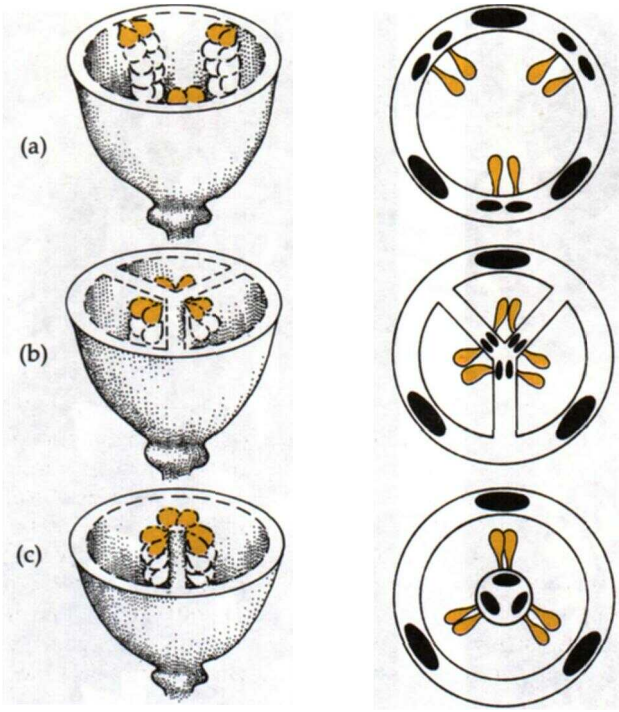


(b)

(c)

(d)

(e)



18.9
Tipos de placentação. (a) *Parietal.* (b) *Axial.* (c) *Central-livre. A placentação basal não é mostrada aqui.*

flores, os óvulos estão fixos em uma coluna central de tecido do ovário dividido, com tantos lóculos quantos forem os carpelos. Esta é a placentação **axial**. Ainda em outras flores, a placentação é **central-livre**, e os óvulos estão fixos em um eixo central de tecido não conectado às paredes do ovário por suas divisões. Finalmente, em algumas flores, existe um único óvulo fixo à base do ovário unilocular. Esta é a placentação **basal**. Estas diferenças são importantes na classificação das plantas com flores.

Existem muitas variantes destes tipos básicos de estrutura floral nos diferentes tipos de plantas. A maioria das flores possui estames e carpelos, e tais flores são ditas **perfeitas**.* Se os estames ou os carpelos estão ausentes, a flor é dita **imperfeita**,** e dependendo da parte presente, as flores são ditas ou **estaminadas**, ou **carpeladas** (pistiladas) (Fig. 18.10). Se flores estaminadas e pistiladas ocorrerem na mesma planta, como no milho e no carvalho, a espécie é denominada **monóica** (do grego *monos*, "um", e *oecos*, "casa"). Se flores estaminadas e pistiladas ocorrerem em plantas separadas, a espécie é denominada **dióica** ("duas casas"), como no salgueiro e no pé-de-maconha (*Cannabis sativa*).

18.10
Flores estaminadas e carpeladas (pistiladas) de um tipo de carvalho (Lithocarpus densiflora). *A maioria dos membros da família Fagaceae, incluindo os verdadeiros carvalhos* (Quercus), *são monóicos, isto é, as flores estaminadas e pistiladas estão na mesma planta.*

Qualquer um dos verticilos florais, sépalas, pétalas, estames ou carpelos podem estar ausentes em flores de certos grupos. Flores com todos os quatro verticilos florais são denominadas **completas**. Se algum verticilo estiver ausente, as flores são denominadas **incompletas**. Portanto, uma flor imperfeita é também incompleta, mas nem todas as flores incompletas são imperfeitas.

A disposição das partes florais pode ser em espiral sobre um receptáculo mais ou menos alongado, ou partes similares, como as pétalas, podem estar fixas em um nó, formando verticilos. As partes podem estar unidas com outros membros do mesmo verticilo (*coalescência*), ou com membros de outros verticilos (*adnação*). Um exemplo de adnação é a fusão dos estames à corola, fato bastante comum. Quando as partes florais de um mesmo verticilo não estão fundidas, os prefixos *apo-* (significando "separado") ou *poli-* podem ser usados para descrever esta condição. Quando as partes estão fundidas, podem ser usados os prefixos *sim-* ou *sin-*. Por exemplo, em um cálice apossépalo ou polissépalo, as sépalas estão separadas entre si; em um cálice sinsépalo, elas estão unidas.

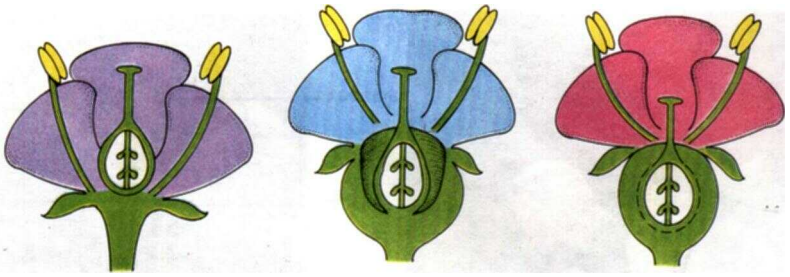
Além destas variações na disposição das partes florais (espiralada ou verticilada), o nível de inserção das sépalas, pétalas e estames no eixo floral pode variar em relação ao nível do ovário ou ovários (Fig. 18.11). Se as sépalas, pétalas e estames estão fixados ao receptáculo abaixo do ovário, o ovário é dito **súpero** e a flor é dita **hipógina** (Fig. 18.6). Em algumas flores com ovário súpero, as sépalas, pétalas e estames estão fundidos entre si, formando uma extensão cupuliforme do receptáculo denominada **hipanto**. Tais flores são ditas **períginas** (Fig. 18.12) e as sépalas, pétalas e estames parecem surgir da margem do hipanto. Em outras flores as sépalas, pétalas e estames aparentemente se desenvolvem da porção superior ao ovário, que é considerado **ínfero**. Tais flores são denominadas **epíginas** (Fig. 18.13).

Finalmente, deve-se fazer menção à simetria da estrutura floral. Em algumas flores, a corola é composta de pétalas com formas similares, que se irradiam do centro da flor, e são eqüidistantes entre si; elas têm simetria radial. Tais flores são ditas **regulares**, ou actinomorfas (do grego *actinos*, "estrela"). Em outras flores, um ou mais membros de pelo menos um dos verticilos são diferentes de outros membros do mesmo verticilo; elas possuem simetria bilateral. Tais flores são ditas *irregulares* ou zigomorfas (do grego *zygos*, "parelha" ou "par"; para um exemplo, ver a Fig. 18.8b, c).

O Ciclo de Vida das Angiospermas

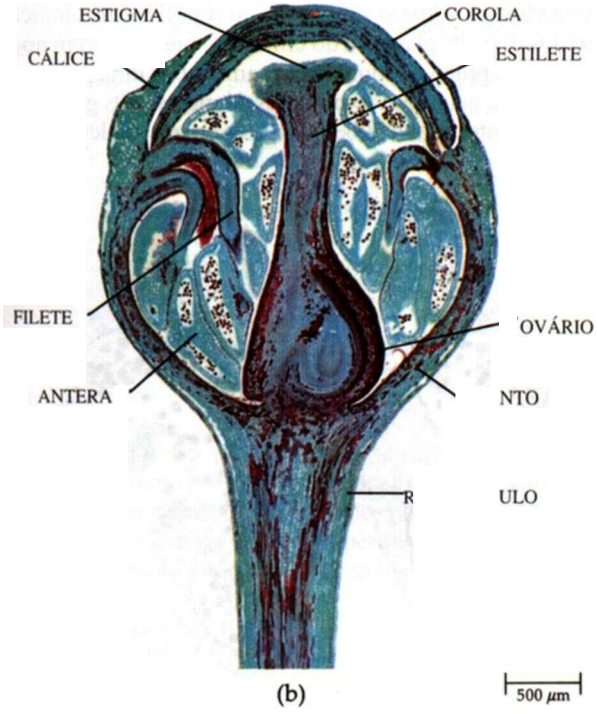
Os gametófitos das angiospermas são de tamanho muito reduzido, muito mais do que em qualquer uma das plantas heterospo-

*N.T.: Ou monóclinas.
**N.T.: Ou díclina.



18.11
Tipos de inflorescência em famílias comuns de dicotiledôneas, mostrando diferenças na posição do ovário. Nas Ranunculaceae por exemplo, as sépalas, pétalas e estames estão abaixo do ovário, não existindo qualquer fusão; tais flores são ditas hipóginas. Muitas Rosaceae têm sépalas, pétalas e estames fixos abaixo do ovário; tais flores são no entanto períginas, pois os três primeiros verticilos estão fundidos formando um hipanto. Apiaceae, por exemplo, tem ovário ínfero, isto é, sépalas, pétalas e estames estão acima do ovário; tais flores são ditas epíginas.

(a)



(b)

18.12
Flor de cerejeira (Prunus). (a) *e* (b) *mostrando a periginia; as sépalas, pétalas e estames formam um hipanto (uma extensão cupuliforme do receptáculo). Em* (b) *os estames estão dobrados no hipanto, pois a flor ainda não abriu.*

radas, incluindo as gimnospermas. O microgametófito maduro consiste em apenas três células; o megagametófito maduro, que fica retido durante toda sua existência nos tecidos do esporófito, consiste em apenas sete células na maioria das espécies. Anterídios e arquegônios estão ausentes. A polinização é indireta: o pólen é depositado no estigma. Depois disso, o tubo polínico conduz dois núcleos espermáticos não móveis ao gametófito feminino. Após a fecundação, o óvulo desenvolve-se em semente, a qual está inclusa no ovário. Ao mesmo tempo, o ovário (e algumas vezes estruturas associadas) desenvolvem-se no fruto.

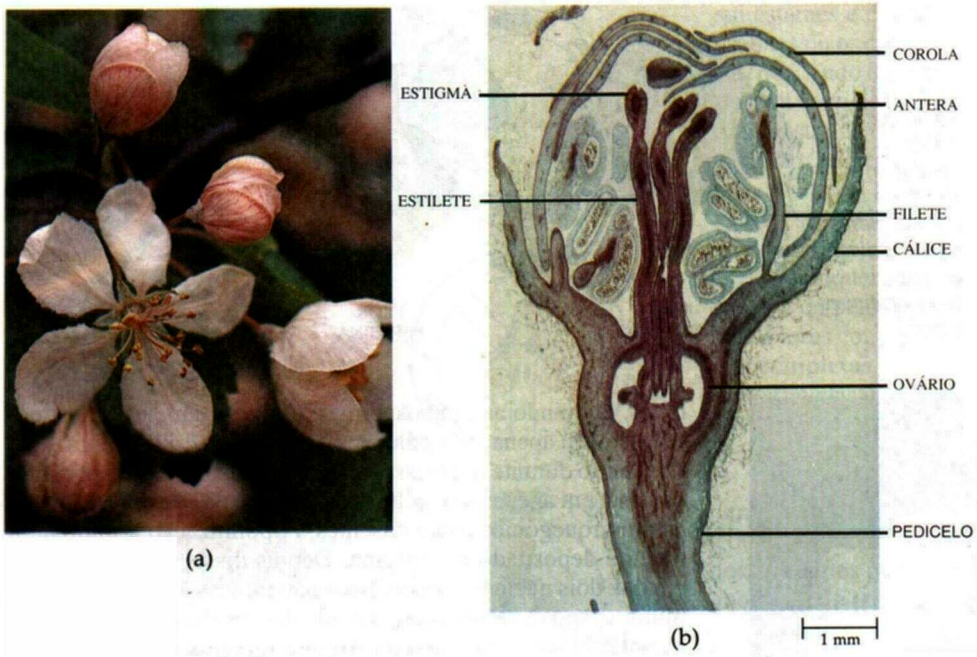
MICROSPOROGÊNESE E MICROGAMETOGÊNESE

A microsporogênese é a formação dos micrósporos dentro dos microsporângios, ou sacos polínicos das anteras. Microgametogênese é o desenvolvimento do micrósporo em um microgametófito ou grão de pólen.

Antes de sua primeira diferenciação, a antera consiste em uma massa de células, exceto pela epiderme já diferenciada. Eventualmente quatro grupos de células férteis, ou *esporógenas*, tornam-se diferenciadas na antera; cada grupo é rodeado por algumas camadas de células estéreis. As células estéreis desenvolvem-se na parede do saco polínico, a qual inclui células nutritivas que suprem de alimento os micrósporos em desenvolvimento. Estas células constituem o **tapete**, a camada mais interna da parede do saco polínico (Fig. 18.14). As células esporógenas tornam-se microsporócitos, que sofrem meiose, e cada microsporócito diplóide dá origem a uma tétrade de micrósporos haplóides. A microsporogênese é completada com a formação dos micrósporos individuais.

Durante a meiose, cada divisão do núcleo é seguida pela formação da parede celular, ou então os quatro protoplastos dos micrósporos podem ser circundados por parede simultaneamente após a segunda divisão meiótica. O primeiro caso é comum nas monocotiledôneas, o segundo em dicotiledôneas. Subseqüentemente as características principais dos grãos de pólen são estabelecidas (Fig. 18.5). Os grãos de pólen desenvolvem uma parede externa resistente, a **exina**, e uma parede interna celulósica, a **intina**. A exina é composta de uma substância muito resistente conhecida como **esporopolenina**, que parece ser derivada em parte do tapete, e em parte dos micrósporos. A intina, composta de celulose e pectina, é fabricada pelo protoplasto dos micrósporos.

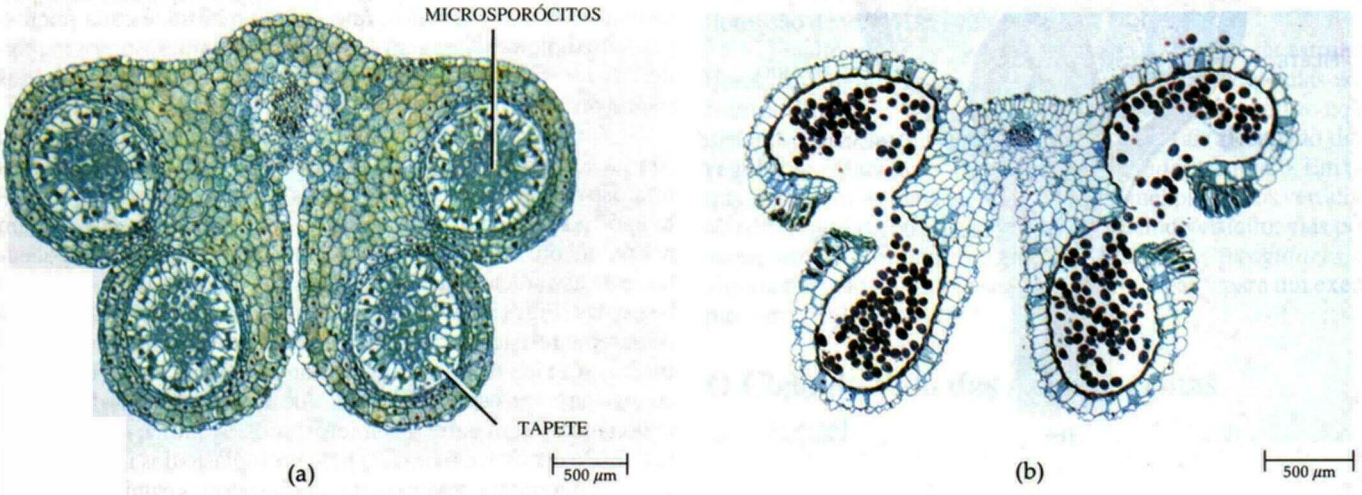
A microgametogênese nas angiospermas é uniforme, e começa quando o micrósporo uninucleado sofre mitose, formando duas células no interior da parede do micrósporo. Uma célula é chamada **célula do tubo** (ou vegetativa), e a outra é a **célula geradora** (Fig. 18.16). Em cerca de dois terços das espécies de



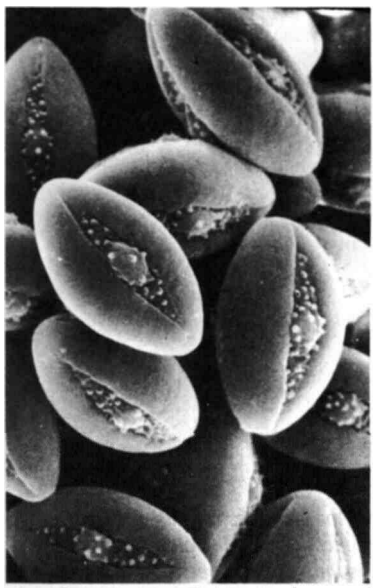
18.13
Flores de macieira (Malus sylvestris). (a) *e* (b) *mostrando a periginia; as sépalas, pétalas e estames aparentemente nascem do topo do ovário. Em* (b) *a flor está quase abrindo, mas os estames não estão eretos.*

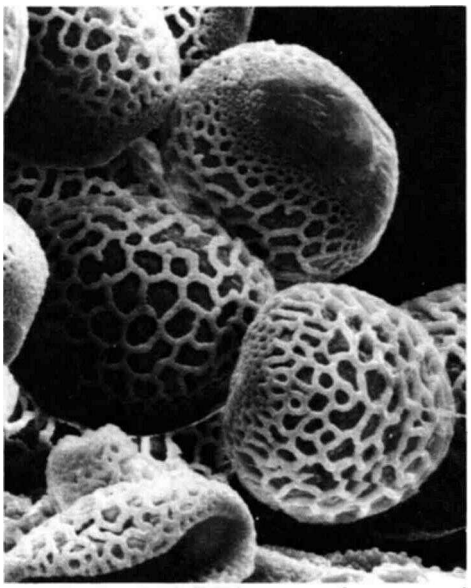
plantas com flores, o microgametófito está neste estágio bicelular quando os grãos de pólen são liberados pelas anteras na deiscência. Nas espécies restantes, o núcleo da célula geradora divide-se antes da liberação dos grãos de pólen, dando origem a dois gametas masculinos (Fig. 18.17). Os grãos de pólen são empacotados com amido ou óleos, dependendo do grupo vegetal, e são uma fonte muito nutritiva de alimento para animais.

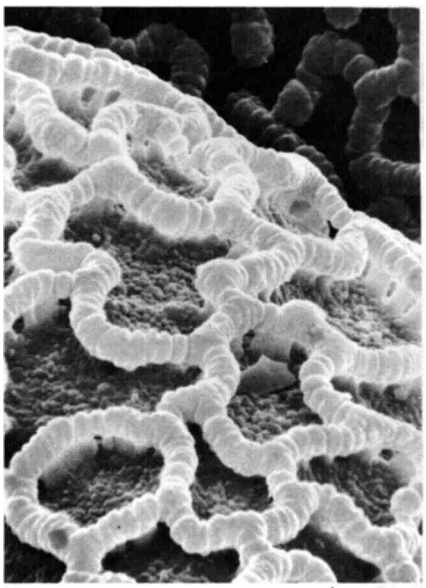
Os grãos de pólen, como os esporos das plantas vasculares sem sementes, variam consideravelmente, em forma e tamanho, de menos de 20 micrômetros até 250 micrômetros de diâmetro. Eles também diferem em número e arranjo dos poros, através dos quais o tubo polínico cresce. Quase todas as famílias e muitos gêneros de plantas com flores podem ser identificados apenas por seus grãos de pólen, baseados em características como tamanho, número de poros e ornamentação. Em contraste com partes maiores das plantas, como folhas, flores e frutos, os grãos de pólen, devido à natureza química da exina, estão muito bem representados no registro fóssil. Assim o pólen é um indicador valioso dos tipos de plantas e do clima que prevaleceram no passado. Grãos de pólen e esporos possuem ambos uma parede com esporopolenina, e ambos são produtos de meiose. Os grãos de pólen têm entretanto, quando liberados, dois ou três núcleos, enquan-

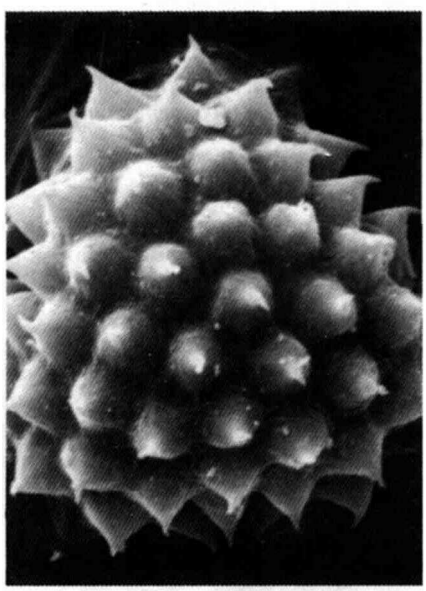


18.14
Dois cortes transversais de anteras de lírio (Lilium). (a) *Antera imatura, mostrando os quatro sacos polínicos, com os microsporócitos rodeados pelo tapete.* (b) *Antera madura com grãos de pólen. As rupturas entre sacos polínicos adjacentes dão-se durante a deiscência, como mostrado aqui.*









18.15
A parede dos grãos de pólen servem para proteger o gametófito masculino na sua jornada freqüentemente perigosa entre a antera e o estigma. A camada externa, ou exina, é composta principalmente de uma substância conhecida como esporopolenina, que parece ser um polímero composto principalmente por carotenóides. A exina, que é marcadamente rígida e resistente, é com freqüência elaboradamente ornamentada.

A ornamentação das paredes do grão de pólen é muito precisa e distinta entre uma espécie e outra, como revelado nestas fotomicrografias de microscopia de varredura. (a) *Grãos de pólen do castanheiro-da-índia* (Aesculus hippocastanum). *O poro de cada grão, através do qual o tubo polínico emerge, pode ser visto nos sulcos.* (b) *Grãos de pólen de um lírio* (Lilium longiflorum). (c) *Detalhe da superfície do grão de L. longiflorum.* (d) *Grão de pólen de* Ambrosia psilostachya. *O pólen desta espécie é a causa primária da febre do feno. Grãos de pólen com espinhos como estes são comuns entre os membros da família do girassol (Asteraceae).*

to os esporos de plantas vasculares sem sementes têm apenas um. Os esporos germinam por uma sutura localizada centralmente, enquanto os grãos de pólen germinam pelos poros. A estrutura e disposição características desses poros permitem freqüentemente a distinção morfológica entre esporos e grãos de pólen.

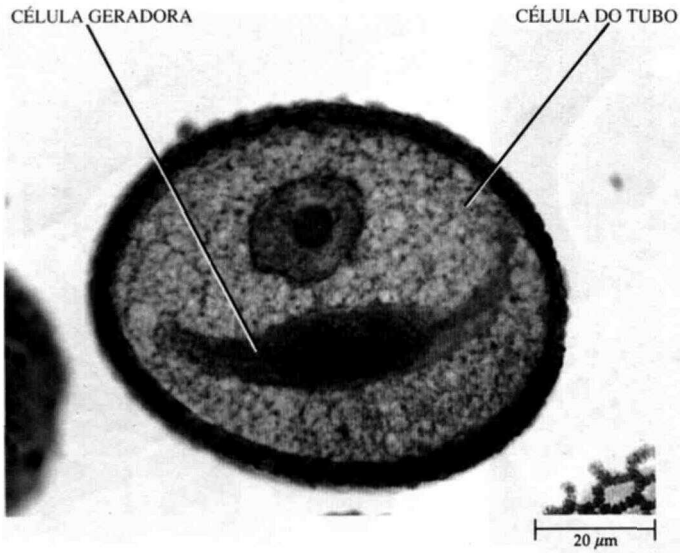
MEGASPOROGÊNESE E MEGAGAMETOGÊNESE.

Megasporogênese é o processo da formação do megásporo no interior do nucelo (megasporângio). Megagametogênese é o desenvolvimento do megásporo em um megagametófito (saco embrionário).

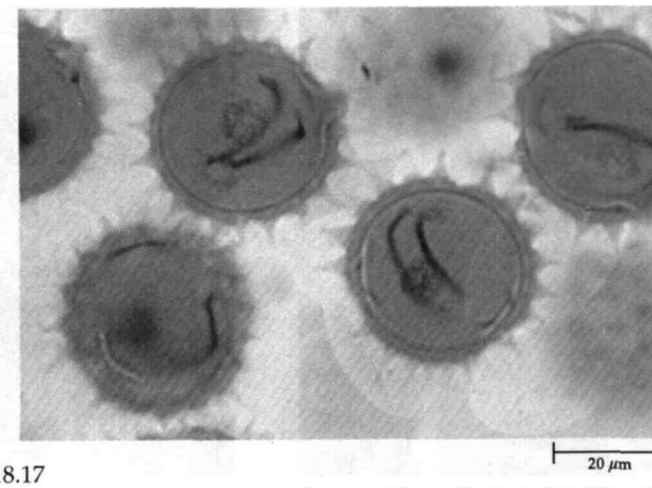
O óvulo é uma estrutura relativamente complexa, consistindo em uma haste — o **funículo** — que suporta um nucelo envolvido por um ou dois tegumentos. Dependendo da espécie, um ou mais óvulos podem originar-se das placentas, regiões portadoras de óvulos da parede do ovário. Inicialmente o óvulo em desenvolvimento é inteiramente constituído de nucelo, mas rapidamente este desenvolve uma ou duas camadas envolventes, os tegumentos, com uma pequena abertura, a micrópila (Fig. 18.18).

Nas etapas iniciais do desenvolvimento do óvulo, um único megasporócito surge no nucelo (Fig. 18.18a). O megasporócito diplóide sofre meiose (Fig. 18.18b), formando quatro megásporos haplóides, os quais estão geralmente dispostos numa tétrade linear. Deste modo, a megasporogênese está completa. Dos quatro megásporos, três se desintegram e o mais afastado da micrópila sobrevive e se desenvolve no megagametófito.

O megásporo funcional rapidamente inicia seu crescimento a expensas do nucelo, e o núcleo do megásporo passa por mito-



18.16
Pólen maduro de Lilium, *contendo um gametófito masculino com duas células. A célula em forma de barra é a geradora, que sofrerá mitose dando origem a dois núcleos espermáticos; a outra célula, maior, é a do tubo (ou vegetativa), que formará o tubo polínico e contém a geradora. A estrutura circular sobre a célula geradora é o núcleo da célula do tubo, com seu nucléolo corado de vermelho.*



18.17
Grãos de pólen maduros. Gametófitos com três células de Silphium *(Asteraceae). Antes da polinização, cada grão de pólen contém dois núcleos espermáticos filamentosos, que estão suspensos no citoplasma da célula do tubo. Em outras palavras, o pólen de* Silphium *é liberado num estágio tricelular, enquanto o de* Lilium *é liberado num estágio bicelular.*

ses. Ao fim da terceira mitose, os oito núcleos estão dispostos em dois grupos de quatro, um grupo próximo à região micropilar e outro do lado oposto, na região **chalazal.** Um núcleo de cada grupo migra para o centro da célula com oito núcleos; estes núcleos são conhecidos como **núcleos polares.** Os três núcleos restantes da região micropilar ficam organizados, consistindo em uma **célula-ovo** (oosfera) e duas **sinérgides.** A formação de parede celular também acontece nos três núcleos deixados na região chalazal, originando as chamadas células **antípodas.** A **célula central,** que contém os núcleos polares, permanece binucleada. Esta estrutura com oito núcleos, em sete células, forma o gametófito feminino ou **saco embrionário** (Fig. 18.18c).

O padrão de desenvolvimento do saco embrionário descrito acima é o mais comum. Outros padrões de desenvolvimento do saco embrionário ocorrem em um terço das angiospermas que foram analisadas.

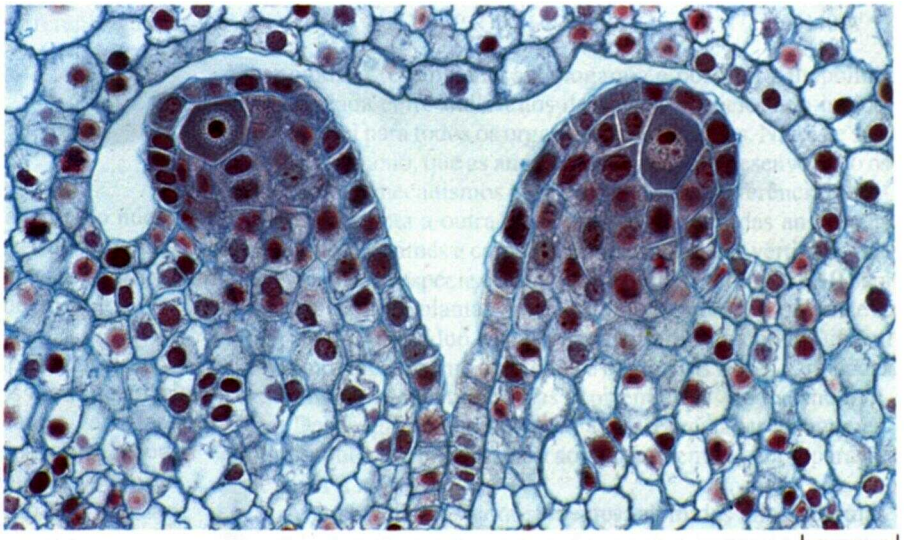
POLINIZAÇÃO E FECUNDAÇÃO

Com a **deiscência** (abertura) das anteras, os grãos de pólen são transferidos aos estigmas por uma variedade de vetores (ver Cap. 19); o processo por meio do qual isto ocorre é chamado polinização. Uma vez em contato com o estigma, o grão de pólen absorve água; esta água que entra no grão de pólen vem das células da superfície estigmática, através de um gradiente de potencial hídrico. Após esta hidratação, o grão de pólen germina, formando o tubo polínico. Se a célula geradora ainda não está dividida, isto ocorre neste momento, formando os dois núcleos espermáticos. O grão de pólen germinado, com o seu núcleo do tubo e os dois núcleos espermáticos, constitui-se no microgametófito maduro (Fig. 18.19).

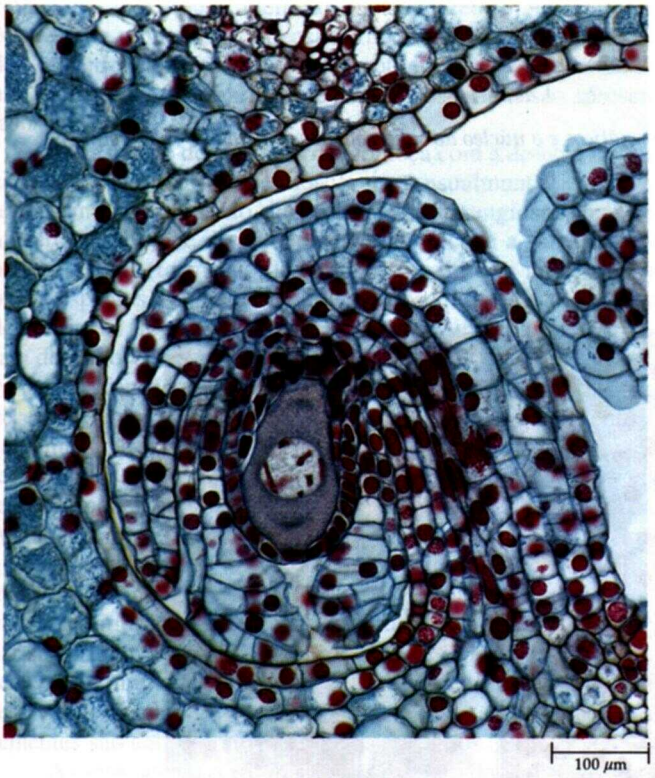
O estigma e o estilete são modificados fisiológica e estruturalmente para facilitar a germinação do grão de pólen e o crescimento do tubo polínico. A superfície de muitos estigmas é essencialmente glandular *(tecido estigmático)* e secreta uma solução açucarada. O tecido estigmático é ligado ao óvulo pelo *tecido de transmissão*, que serve de caminho para os tubos polínicos em crescimento através do estilete. Alguns estiletes possuem canais abertos revestidos por tecido de transmissão. Nestes estiletes, os tubos polínicos crescem tanto sobre como entre as células deste tecido. Na maioria das angiospermas, entretanto, os estiletes são sólidos, com um ou mais cordões de tecido de transmissão, que se estende do estigma até o óvulo. Os tubos polínicos crescem tanto entre as células como por dentro destas, dependendo da planta.

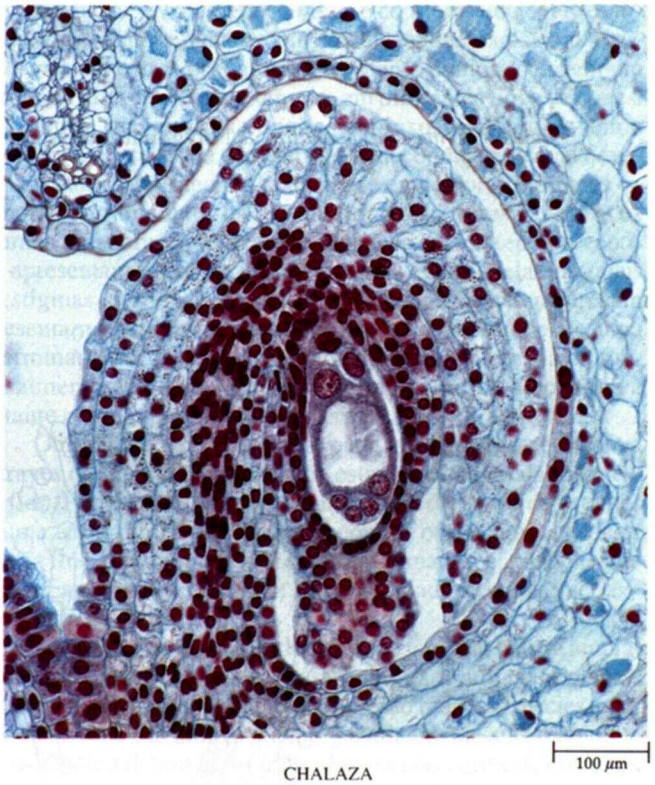
Comumente, o tubo polínico entra no óvulo pela micrópila e penetra em uma das sinérgides, que começa a degenerar logo após haver ocorrido a polinização, mas antes que o tubo polínico atinja o saco embrionário. Os dois núcleos espermáticos e o núcleo do tubo são então liberados nas sinérgides, através do poro subterminal do tubo polínico. Finalmente, um núcleo espermático penetra na oosfera (célula-ovo) e o outro na célula central, onde se une com os dois núcleos polares (Fig. 18.20). Lembre-se de que nas gimnospermas só um dos dois núcleos espermáticos é funcional; um deles se une com a oosfera, o outro se degenera. O envolvimento de dois núcleos espermáticos neste processo, isto é, a união de um deles com a oosfera e do outro com os núcleos polares, é chamado de **dupla fecundação**; isto representa uma característica das angiospermas, só encontrada também em *Ephedra* (divisão Gnetophyta), onde não há a formação de endosperma. Na dupla fecundação das angiospermas, os dois núcleos espermáticos fundem-se com células do megagametófito, um com a oosfera formando um zigoto diplóide e outro com os núcleos polares formando o **núcleo primário do endosperma**. Por existirem dois núcleos polares, este último processo é chamado de **fusão tripla**, e o endosperma é freqüentemente triplóide. Quando existem mais de dois núcleos polares, o endosperma pode ter um múltiplo maior do número cromossômico básico da planta. O núcleo do tubo desintegra-se durante o processo da dupla fecundação, e as sinérgides e antípodas restantes desintegram-se

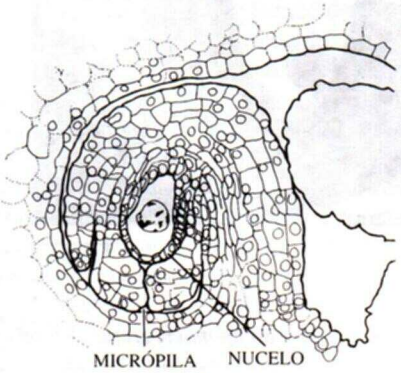
18.18
Lilium. *Alguns estágios no desenvolvimento de um óvulo e saco embrionário (megagametófito).* (a) *Dois óvulos jovens, cada um com um único grande megasporócito. Os tegumentos ainda não estão diferenciados.* (b) *Óvulo com tegumentos. O megasporócito está na primeira prófase da meiose.* (c) *Óvulo com saco embrionário (megagametófito) com oito núcleos; apenas seis podem ser vistos aqui.*



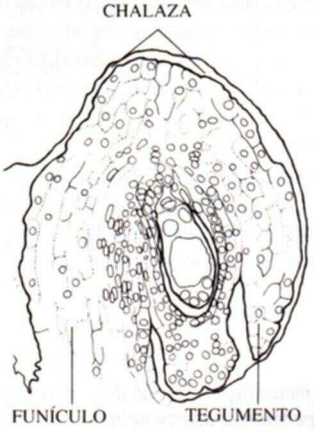
(a)



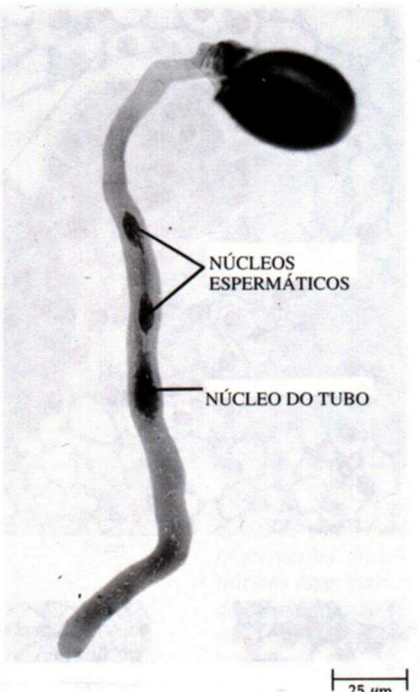




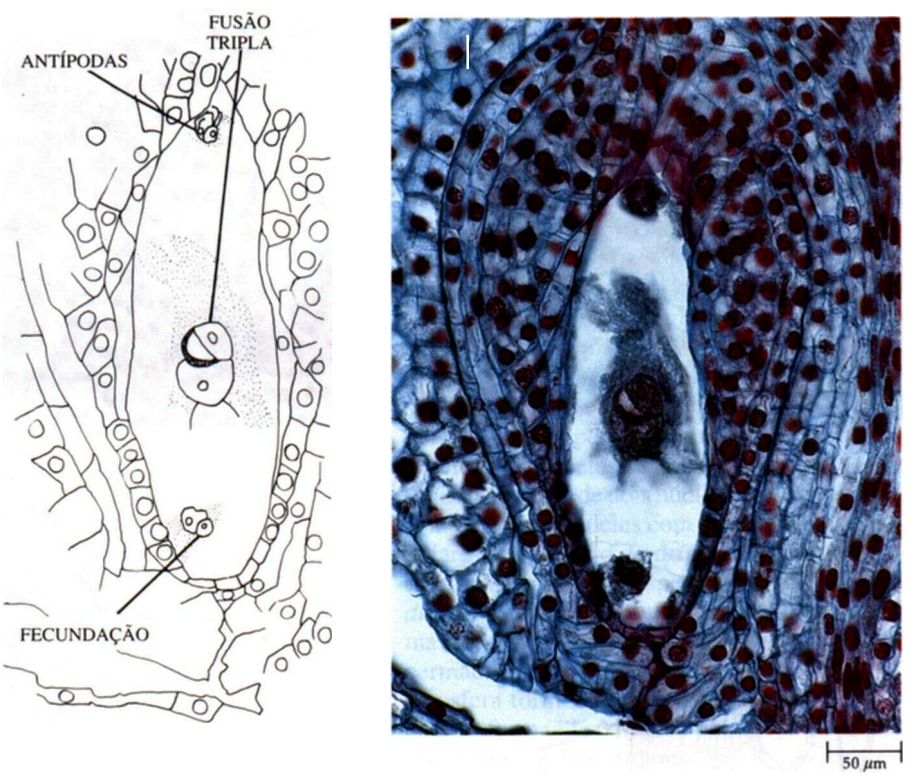
(b)



(c)



18.19
Gametófito masculino maduro de Polygonatum. *Os núcleos espermáticos e o núcleo do tubo podem ser vistos no tubo polínico.*



18.20
Lilium. *Dupla fecundação. União do núcleo espermático e oosfera pode ser vista na metade inferior da fotomicrografia. A tripla fusão com o outro núcleo espermático ocorre acima.*

também durante este processo, ou no início da diferenciação do saco embrionário.

DESENVOLVIMENTO DA SEMENTE E DO FRUTO

Na dupla fecundação muitos processos são iniciados: o núcleo primário do endosperma divide-se, formando o **endosperma;** o zigoto desenvolve-se em um embrião, os tegumentos desenvolvem-se em uma cobertura da semente; e a parede do ovário e estruturas associadas desenvolvem-se no fruto.

Em contraste com a embriogenia da maioria das gimnospermas, que se inicia com um estágio de núcleos livres, a embriogenia nas angiospermas lembra aquela das plantas vasculares sem sementes onde a primeira divisão nuclear do zigoto é acompanhada pela formação de parede celular. Nos estágios iniciais de desenvolvimento, os embriões das dicotiledôneas e monocotiledôneas seguem seqüências semelhantes de divisão celular, ambas tornando-se corpos esféricos. É com a formação dos cotilédones que uma primeira distinção aparece entre os embriões de di- e monocotiledôneas: as dicotiledôneas desenvolvem dois cotilédones, enquanto as monocotiledôneas formam apenas um. Os detalhes da embriogenia das angiospermas são apresentados no Cap. 20.

A formação do endosperma começa com a divisão mitótica do núcleo primário do endosperma, e usualmente ocorre antes da primeira divisão do zigoto. Em algumas angiospermas, um número variável de divisões nucleares precede a formação de parede celular (formação de endosperma do tipo nuclear); em outras espécies a mitose inicial e as subseqüentes são seguidas de citocinese (formação do endosperma do tipo celular). Embora o desenvolvimento do endosperma possa ocorrer de formas variadas, a função do tecido resultante permanece a mesma: fornecer nutrientes básicos para o embrião em desenvolvimento e, em muitos casos, também para as plântulas jovens. Nas sementes de alguns grupos de angiospermas, o nucelo prolifera em um tecido armazenador de alimento, conhecido como **perisperma**. Algumas sementes podem conter endosperma e perisperma, como na beterraba (*Beta*). Em muitas dicotiledôneas e algumas monocotiledôneas, entretanto, a maioria destas reservas é absorvida pelo embrião em desenvolvimento, antes de a semente tornar-se dormente, como em ervilhas e feijões. Os embriões de tais sementes comumente desenvolvem cotilédones carnosos e com reservas de alimento. As principais substâncias armazenadas nas sementes são carboidratos, proteínas e lipídios.

As sementes das angiospermas diferem daquelas das gimnospermas pela origem de seu material armazenado. Nas gimnospermas o alimento armazenado é fornecido pelo gametófito feminino; nas angiospermas, ele é fornecido, ao menos inicialmente, pelo endosperma, que não é um tecido nem gametofítico, nem esporofítico.

Concomitantemente com o desenvolvimento do óvulo em uma semente, o ovário (e algumas vezes outras partes da flor e inflorescência) desenvolve-se em um fruto. Com isto, a parede do ovário, ou **pericarpo**, freqüentemente espessa-se e torna-se diferenciada em camadas distintas: o exocarpo (camada externa), o mesocarpo (camada média) e o endocarpo (camada interna), ou somente em exocarpo e endocarpo. Estas camadas são geralmente mais conspícuas em frutos carnosos do que em frutos secos. Frutos serão discutidos em maiores detalhes no Cap. 19.

O ciclo de vida de uma angiosperma é resumido na Fig. 18.21.

FATORES QUE PROMOVEM A XENOGAMIA *

A **xenogamia** (em plantas a xenogamia é possível pela polinização cruzada entre indivíduos da mesma espécie) tem importância crucial para todos os organismos eucariontes. Não é de surpreender, portanto, que as angiospermas tenham desenvolvido os mais variados mecanismos para promover a transferência de pólen de uma planta a outra. As flores da maioria das angiospermas possuem estames e carpelos, mas se um destes verticilos está ausente na flor, a espécie é monóica ou dióica (ver Fig. 18.10 para um exemplo). Em plantas dióicas, como o chorão, o pólen deve passar de um indivíduo a outro para garantir a fecundação. Em plantas monóicas, como carvalhos e bétulas, as flores carpeladas e estaminadas são distintas, mas ocorrem juntas no mesmo indivíduo. Desde que as flores estaminadas e carpeladas de um mesmo indivíduo não amadureçam ao mesmo tempo, sua separação pode levar à xenogamia.

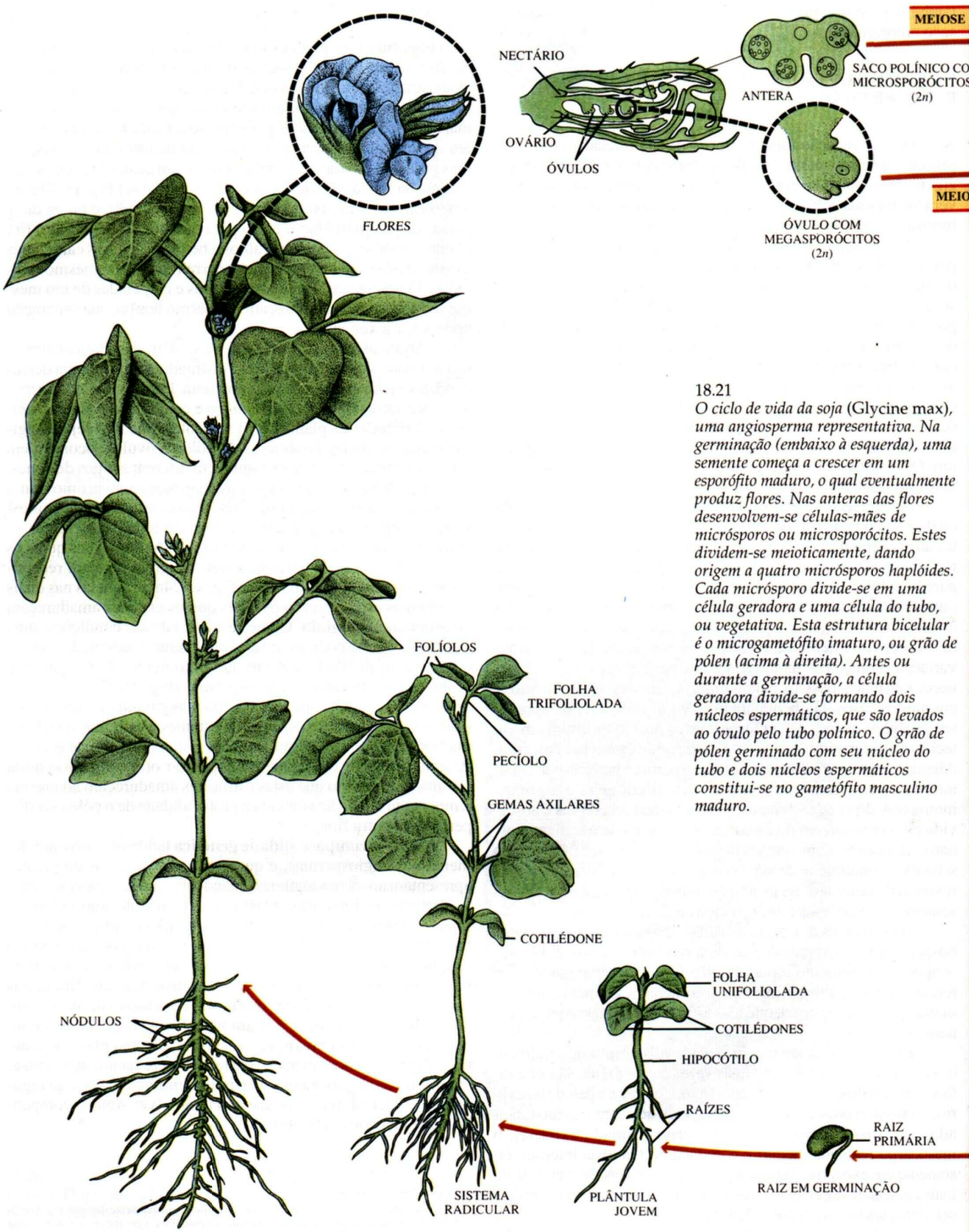
Algumas plantas com sementes, além das angiospermas, são também dióicas e monóicas, ilustrando a importância destas condições para estabelecer a xenogamia. Entre as gimnospermas dióicas estão as Cycadaceae, *Ginkgo* e coníferas do gênero *Juniperus*. Em todas as plantas com sementes, que não sejam angiospermas, as partes produtoras de pólen e óvulos ocorrem em estruturas diferentes, por exemplo, em diferentes tipos de cones.

Outra maneira pela qual as angiospermas promovem a xenogamia é através da **dicogamia**, uma condição na qual os estames e carpelos atingem a maturidade em tempos diferentes — embora ocorram juntos na mesma flor.** As flores nas quais os estames amadurecem antes que seus estigmas estejam receptivos apresentam **protandria** (ver Fig. 18.24a), e aquelas nas quais os estigmas estão receptivos antes que os estames amadureçam apresentam **protoginia**. Como resultado destas condições, uma determinada flor pode estar funcionalmente estaminada ou funcionalmente pistilada, em um dado momento. A dicogamia é bastante comum entre as angiospermas (Fig. 18.22).

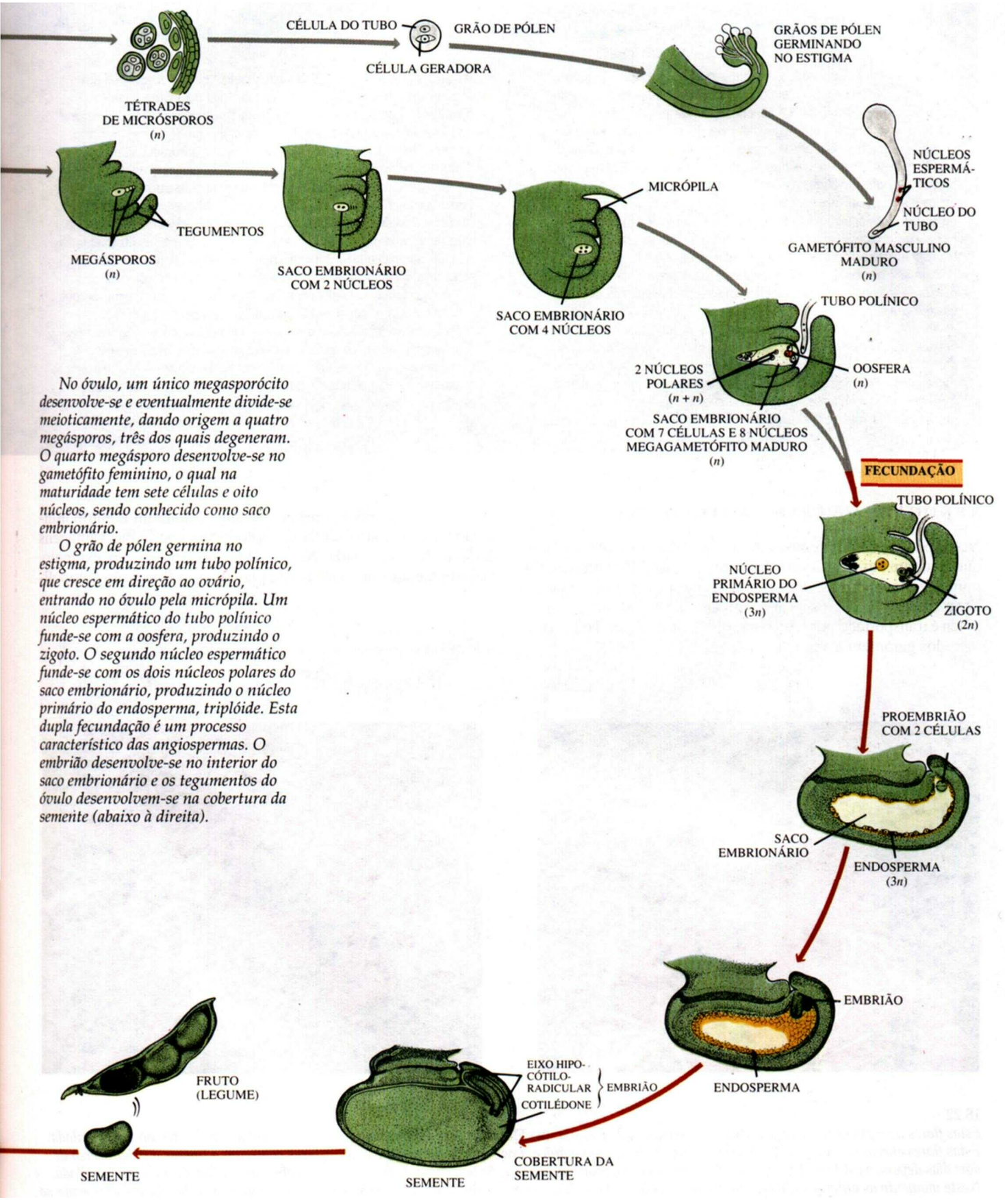
Outra estratégia pela qual as plantas garantem a xenogamia é através da separação espacial de estames e estigma(s) na mesma flor (Fig. 18.23). Desta maneira, pólen derivado de estames de uma certa flor raramente irá encontrar o(s) estigma(s) desta mesma flor, mesmo que estas estruturas amadureçam ao mesmo tempo. Esta condição aumenta a probabilidade de o pólen ser disperso para outra flor.

Auto-incompatibilidade genética também ocorre amplamente nas angiospermas, e quase todas as famílias de plantas apresentam ao menos algumas, quando não muitas, espécies auto-incompatíveis. Em muitas plantas geneticamente auto-incompatíveis, o pólen de um certo indivíduo ou não germina, ou morre logo após o crescimento de um pequeno tubo polínico sobre o estigma deste mesmo indivíduo, ou de um indivíduo geneticamente idêntico para os fatores da incompatibilidade. Em outras plantas auto-incompatíveis, os zigotos resultantes da autofecundação, ou da fecundação por um gameta que tem fatores de incompatibilidade idênticos, são inviáveis. Se uma planta é geneticamente auto-incompatível, ela terá sempre fecundação cruzada, mesmo que seus pólens e estigmas entrem em contato regularmente e amadureçam ao mesmo tempo (ver Auto-incompatibilidade Genética, adiante).

* N.T: - Xenogamia= União entre gametas de indivíduos geneticamente distintos ("*genets*").
**N.T.: A dicogamia muitas vezes não garante a xenogamia, mas apenas a geitonogamia (união entre gametas de flores distintas do mesmo indivíduo genético).



18.21
O ciclo de vida da soja (Glycine max), *uma angiosperma representativa. Na germinação (embaixo à esquerda), uma semente começa a crescer em um esporófito maduro, o qual eventualmente produz flores. Nas anteras das flores desenvolvem-se células-mães de micrósporos ou microsporócitos. Estes dividem-se meioticamente, dando origem a quatro micrósporos haplóides. Cada micrósporo divide-se em uma célula geradora e uma célula do tubo, ou vegetativa. Esta estrutura bicelular é o microgametófito imaturo, ou grão de pólen (acima à direita). Antes ou durante a germinação, a célula geradora divide-se formando dois núcleos espermáticos, que são levados ao óvulo pelo tubo polínico. O grão de pólen germinado com seu núcleo do tubo e dois núcleos espermáticos constitui-se no gametófito masculino maduro.*



No óvulo, um único megasporócito desenvolve-se e eventualmente divide-se meioticamente, dando origem a quatro megásporos, três dos quais degeneram. O quarto megásporo desenvolve-se no gametófito feminino, o qual na maturidade tem sete células e oito núcleos, sendo conhecido como saco embrionário.

O grão de pólen germina no estigma, produzindo um tubo polínico, que cresce em direção ao ovário, entrando no óvulo pela micrópila. Um núcleo espermático do tubo polínico funde-se com a oosfera, produzindo o zigoto. O segundo núcleo espermático funde-se com os dois núcleos polares do saco embrionário, produzindo o núcleo primário do endosperma, triplóide. Esta dupla fecundação é um processo característico das angiospermas. O embrião desenvolve-se no interior do saco embrionário e os tegumentos do óvulo desenvolvem-se na cobertura da semente (abaixo à direita).

Febre do Feno

Nas regiões temperadas do hemisfério norte, estima-se que entre 10 e 18% das pessoas sofrerão com a febre do feno, que pode ser altamente debilitante, em alguma época de suas vidas. As responsáveis são algumas das proteínas que ocorrem nos espaços ocos nas paredes do grão de pólen, e que são liberadas imediatamente após o contato com superfícies úmidas, quando o grão de pólen incha e rompe-se. Entre as proteínas, existem as que agem como potentes alérgenos e antígenos no corpo humano, provocando fortes reações do sistema imunológico. Estas são provavelmente os fatores de incompatibilidade usados no reconhecimento planta a planta. As proteínas podem ser liberadas como finas partículas oriundas do tapete, menores que os grãos de pólen, sendo levadas pelo vento, quando da deiscência das anteras.

O pólen carregado pelo vento, como o das gramíneas e bétulas, é importante como agente da febre do feno, provavelmente porque é liberado em grande quantidade, encontrando mais facilmente vítimas suscetíveis que o pólen das plantas polinizadas por insetos, freqüentemente de maior tamanho. A quantidade de pólen inalado parece ser o fator mais importante. Alguns tipos de pólen carregados pelo vento e liberados em grande quantidade, como por exemplo o do milho e de pinheiros, raramente causam algum tipo de problema. O aroma de algumas plantas pode causar reações que lembram a febre do feno, talvez por pelo menos causar o aumento da sensibilidade das mucosas nasais.

Quando novos tipos de plantas tornam-se amplamente cultivadas, elas freqüentemente se tornam causadoras da febre do feno. No sudoeste árido dos Estados Unidos, a irrigação de grandes áreas para gramados e campos de golfe, e a introdução de muitas ervas daninhas na área, tornaram comum a febre do feno, onde ela era antes praticamente desconhecida.

A incidência da febre do feno tem crescido rapidamente por mais de 50 anos, embora a quantidade de pólen esteja realmente decrescendo em muitas áreas. Parte desse aumento deve-se a uma melhor detecção do problema, mas existe claramente um aumento genuíno da febre do feno. A resposta a este problema depende sem dúvida de uma melhor compreensão das reações do sistema imunológico.

XENOGAMIA *VERSUS* AUTOPOLINIZAÇÃO

No Cap. 19, examinaremos muitas das relações animal-planta, que resultam num transporte de pólen com exatidão variável. Em muitas gimnospermas, o pólen é disperso pelo vento, como em certo número de angiospermas. Em angiospermas submersas, o pólen é transportado por sob ou na superfície da água. Todos estes métodos garantem a xenogamia.

Muitas angiospermas, entretanto, adotaram a autopolinização* como modo regular de reprodução, apesar das vantagens da fecundação cruzada. Nas regiões temperadas, por exemplo, mais da metade das espécies de plantas com flores são autopoli-

*N.T.: Melhor dizer a autogamia (= autofecundação).

(a)

(b)

18.22
Estas flores de Epilobium angustifolium *ilustram a dicogamia.* (a) *Flores na fase estaminada, produzindo pólen.* (b) *Flores na fase pistilada. Estas flores abrem-se ao longo da inflorescência, da base para o ápice. Logo que as flores abrem, as anteras começam a liberar o pólen; cerca de dois dias depois, o estilete, que estava fletido para o lado, move-se em direção ao centro da flor, o estigma abre-se, e a flor está na fase pistilada. Neste momento as anteras já liberaram todo seu pólen. O resultado é que as flores mais inferiores de um ramo que abriu há alguns dias estão na fase pistilada e as flores mais acima, na fase estaminada. Abelhas dirigem-se para os ramos das plantas, transferindo pólen para as flores pistiladas, e então voam para as flores mais inferiores da próxima planta.*

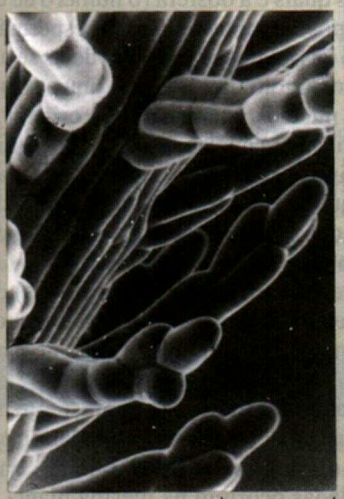
Auto-incompatibilidade Genética

Por recombinar genes provenientes de diferentes indivíduos, a reprodução sexuada produz variabilidade nas populações naturais, dando a estas populações o potencial para adaptação a mudanças no ambiente, através de modificações evolutivas progressivas. Plantas que regularmente sofrem autopolinização perdem um pouco deste potencial. Cedo na história das plantas com flores, mecanismos evoluíram em muitas famílias tornando a polinização cruzada quase obrigatória, mesmo quando as flores são perfeitas (díclinas) ou quando flores estaminadas e pistiladas são encontradas na mesma planta.

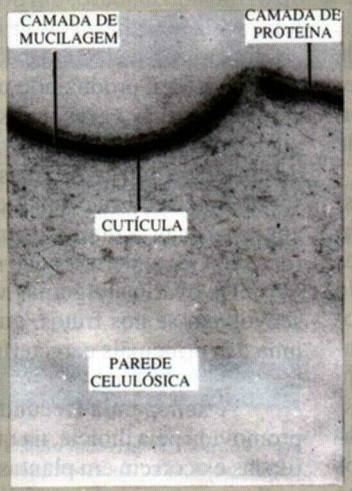
Dois mecanismos básicos que promovem a fecundação cruzada (xenogamia) são encontrados nas famílias atuais de angiospermas. No mais comum, encontrado em algumas famílias de grande importância econômica, como gramíneas e leguminosas, o comportamento do grão de pólen é determinado por seu próprio genótipo (haplóide). Se o DNA do grão possui em seu locus da incompatibilidade um gene que é idêntico aos genes em ambos os loci correspondentes do estigma e estilete diplóides, a entrada do tubo polínico é impedida. Se o grão carrega neste locus um gene diferente ao menos de um dos presentes no tecido estigmático, o grão é aceito.

No segundo tipo de sistema de auto-incompatibilidade, encontrado na família da couve (Brassicaceae) e do girassol (Asteraceae), o comportamento do pólen é determinado pela genética da planta parental, a que produziu o pólen, e não pelos genes do próprio grão de pólen; em outras palavras, o sistema de controle é baseado na correspondência entre dois tipos de tecido diplóide. Em ambos os sistemas, o tipo de "união" que ocorre no locus da incompatibilidade determina aceitação ou rejeição.

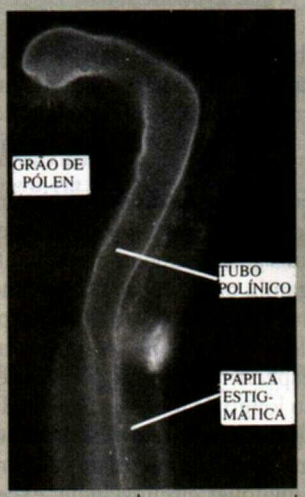
Embora ainda reste muito a ser entendido sobre a fisiologia destes mecanismos, sabe-se que eles são dependentes de reações de "reconhecimento" entre proteínas específicas de incompatibilidade dos grãos de pólen e proteínas de união produzidas nos estigmas ou estiletes. Nas gramíneas a reação ocorre freqüentemente no estigma. A fotomicrografia de varredura (a) mostra parte do estigma de uma flor de *Dactylis glomerata*. O estigma em secção tem numerosas papilas de outra espécie, *Secale cereale*. Por fora da cutícula encontram-se duas outras camadas, uma interna, de material mucilaginoso, e uma externa, protéica. A resposta de incompatibilidade aparece quando a ponta do tubo polínico entra em contato com a camada externa, ou muito pouco depois disso. As fotomicrografias tiradas no microscópio de fluorescência (c, d) mostram o estigma de outra gramínea, *Alopecurus pratensis*, corado com uma substância fluorescente, para o polissacarídeo conhecido como calose. Em (c), a polinização foi compatível, e o tubo cresce em direção ao ovário, após penetrar no estigma. Em (d), a polinização foi incompatível: logo após a ponta do tubo tocar a superfície da camada protéica, seu crescimento parou e ele foi preenchido por calose, indicando que ele foi rejeitado.



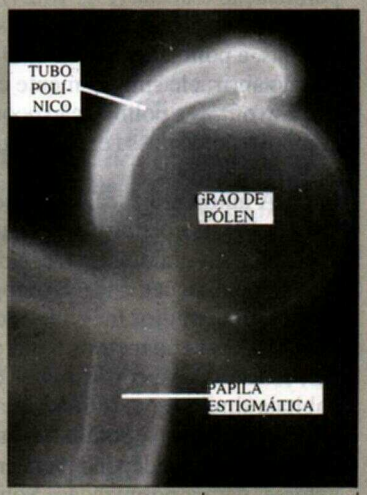
(a)



(b)



(c)



(d)

18.23
Esta flor de lírio (Lilium longiflorum) *ilustra a grande separação espacial entre estigma e anteras, característica de muitas plantas.*

nizadas. Estas plantas têm freqüentemente flores menores e menos conspícuas, comparando-as com as flores de espécies que têm polinização cruzada (Fig. 18.24), já que as primeiras não têm necessidade de atrair polinizadores. Em algumas plantas autopolinizadas, a polinização ocorre no botão, o qual depois disso pode ou não abrir; ele simplesmente cai, deixando o ovário amadurecer. Em outras a polinização ocorre só depois da abertura da flor, embora o pólen possa em certo grau ser disperso por animais que visitem tais flores.

A autopolinização pode ser vantajosa sob certas circunstâncias. Populações de plantas autogâmicas possuem normalmente proporções maiores de indivíduos geneticamente semelhantes do que populações onde a xenogamia predomina. Dependendo do genótipo, muitos indivíduos das plantas auto-polinizadas podem estar bem adaptados a um determinado habitat; por exemplo, estas plantas, como muitas espécies invasoras, ocorrem em habitats similares, perturbados, ao longo de toda sua área de distribuição. Uma segunda vantagem bastante óbvia da autopolinização é a independência em relação aos animais ou outros vetores, para a polinização. Sob qualquer circunstância, exceto sob um dano físico ou uma seca extrema, as plantas autopolinizadas irão produzir sementes. Esta segunda vantagem explica por que plantas autopolinizadas são relativamente bem representadas em locais onde animais visitantes podem ser raros, como nas altas montanhas ou nos extremos norte e sul do planeta.

Resumo

Angiospermas, ou plantas com flores, constituem a divisão Anthophyta, a qual é dividida em duas grandes classes — Monocotiledôneas (65.000 espécies) e Dicotiledôneas (170.000 espécies). As plantas com flores lembram as gimnospermas em seus aspectos reprodutivos essenciais, mas diferem em vários aspectos fundamentais. Nas sementes das angiospermas, por exemplo, o alimento armazenado é proveniente de um tecido triplóide exclusivo, chamado endosperma. Os óvulos são envolvidos pelos megasporófilos (carpelos). A característica reprodutiva distintiva das angiospermas, a flor, é caracterizada pela presença dos carpelos.

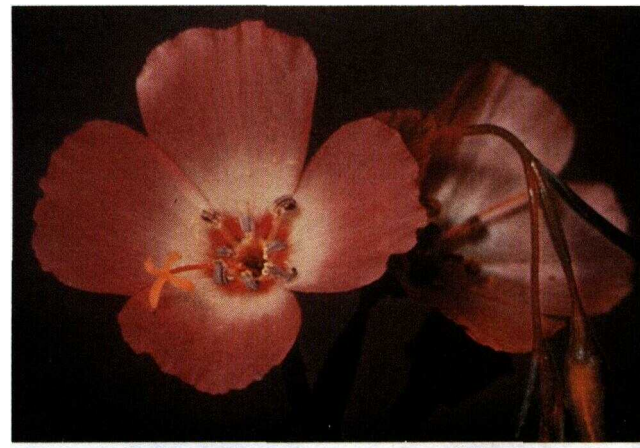
A flor é um ramo determinado, que porta esporófilos. Flores individuais podem ter até quatro verticilos de apêndices, de fora para dentro, estes são: as sépalas (coletivamente o cálice), as pétalas (coletivamente a corola), os estames (coletivamente o androceu) e os carpelos (coletivamente o gineceu). As sépalas e pétalas são estéreis, sendo as sépalas freqüentemente verdes e protetoras, recobrindo o botão floral, e as pétalas são freqüentemente coloridas, tendo a função de atrair insetos. Os estames individualmente são freqüentemente divididos em um eixo, o filete, e a antera, que contém quatro sacos polínicos. Os carpelos são usualmente diferenciados em uma parte inferior alargada, o ovário, e uma parte superior, o estilete, que termina no estigma receptivo. Um ou mais destes verticilos podem estar ausentes na flor.

A polinização nas angiospermas ocorre quando da transferência do pólen da antera para o estigma. Os gametas masculinos são transmitidos pelo grão de pólen, que é o gametófito masculino imaturo. No momento da dispersão, este gametófito pode conter duas ou três células; inicialmente existe uma célula do tubo e uma célula geradora, esta última se dividindo antes ou depois da dispersão, dando origem a dois núcleos espermáticos. O gametófito feminino de uma angiosperma é chamado saco embrionário; em muitas angiospermas o saco embrionário tem oito núcleos quando maduro, um dos quais é a oosfera (o número de células varia nos diferentes grupos). Ambos os núcleos espermáticos funcionam na fecundação das angiospermas: um deles se une com a oosfera, produzindo um zigoto diplóide, e o outro se une com dois ou, às vezes, mais núcleos polares, dando origem ao núcleo primário do endosperma. Este núcleo divide-se produzindo um tecido nutritivo exclusivo, o endosperma, que pode ser absorvido pelo embrião, antes que a semente amadureça. Além das angiospermas, a dupla fecundação só é conhecida em *Ephedra* (divisão Gnetophyta), onde o endosperma é ausente.

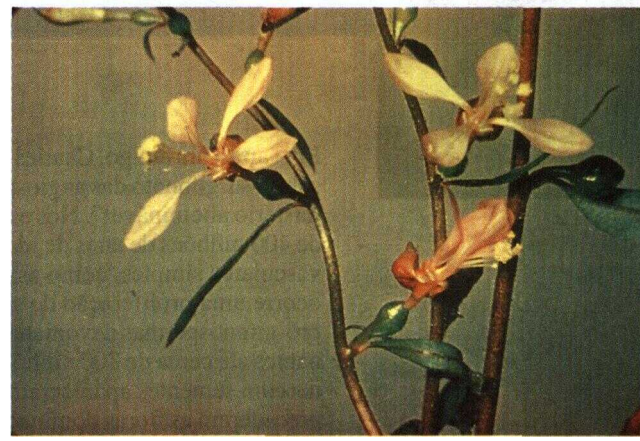
Os ovários (algumas vezes com outras partes florais) desenvolvem-se nos frutos, que envolvem as sementes. O fruto é uma das principais características desta grande divisão de plantas.

A xenogamia (fecundação cruzada) nas angiospermas é promovida pela dioicia, na qual as flores são estaminadas ou pistiladas e ocorrem em plantas diferentes, ou pela monoicia, onde as flores estaminadas e pistiladas ocorrem na mesma planta. A xenogamia pode ser garantida também pela dicogamia, onde os estames e carpelos de uma determinada flor amadurecem em tempos diferentes, ou então pela simples separação espacial de estames e estigmas na própria flor. A auto-incompatibilidade genética torna a autofecundação impossível, mesmo que estames e estigmas amadureçam ao mesmo tempo e entrem em contato; a auto-incompatibilidade é bastante comum nas angiospermas.

Autopolinização é característica de muitas angiospermas, incluindo mais da metade das espécies que ocorrem nas regiões temperadas. A polinização freqüentemente ocorre dentro das próprias flores, algumas vezes antes que elas se abram (muitas nunca se abrem). A autopolinização resulta na produção de uma alta proporção de indivíduos geneticamente semelhantes, que podem estar bem adaptados a um habitat particular.



(a)



(b)

18.24
Estas duas ervas anuais são espécies do gênero Clarkia, *da família do brinco-de-princesa (Onagraceae). Elas crescem nas montanhas da Califórnia e são bastante aparentadas, como demonstrado pela comparação de seus ácidos nucléicos.* (a) Clarkia cylindrica *é uma espécie que se reproduz por polinização cruzada, embora, como os outros membros do gênero, ela seja autocompatível; ela tem protandria, e as oito anteras liberam seu pólen dois dias antes que o estigma esteja receptivo. Além disso, como está mostrado na foto, os estigmas estão bastante separados espacialmente das anteras.* (b) *Bastante contrastante é* C. heterandra, *cujas flores são bem menores e pálidas. Esta espécie só tem quatro estames e o pólen é liberado diretamente sobre o estigma.*

Sugestão para Leituras Adicionais

Buckles, Mary Parker: *The Flowers Around Us: A Photographic Essay on Their Reproductive Structures,* University of Missouri Press, Columbia, Mo., 1985.

Um livro atraente, tratando bem da diversidade de flores e frutos.

Gamlin, Linda: "The Big Sneeze," *New Scientist 126:37-41,* June 2, 1990.

Um artigo interessante, visando ao entendimento da febre do feno.

Gifford, Ernest, M, and Adriance S. Foster: *Morphology and Evolution of Vascular Plants,* 3 ed., W.H. Freeman and Company, New York, 1989.

Uma avaliação bem organizada das plantas vasculares, que inclui excelentes informações sobre as angiospermas.

King-Hele, Desmond: "Chronicle of the Lustful Plants," *New Scientist* 122:57-61, April 22, 1989.

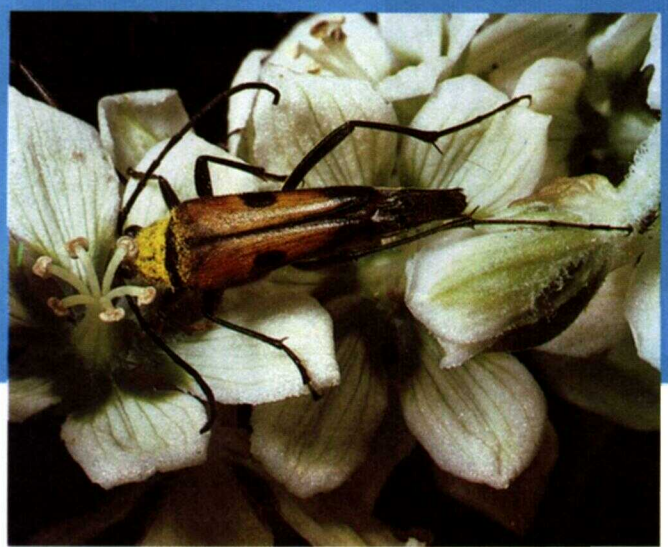
Este poema científico-cômico causou sensação no meio literário quando foi publicado, 200 anos atrás: investigações iniciais do sexo nas plantas.

Lawrence, Susan, V.: "Recent Advances in Hay Fever Research Are Nothing to Sneeze At," *Smithsonian,* September 1984, pages 100-111.

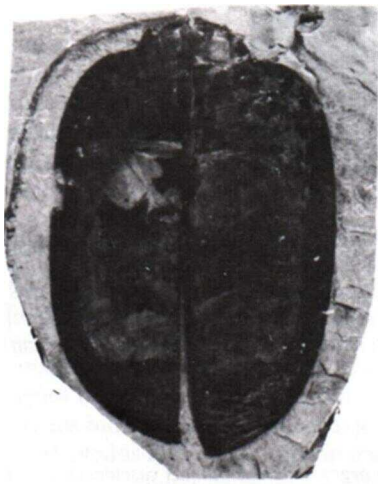
Uma revisão fascinante de alguns dos efeitos acidentais causados pelo pólen.

CAPÍTULO 19

A Evolução dos Angiospermas



(a)



(b)

19.1
(a) *Um besouro da família Cerambycidae, carregado de pólen, visitando a flor de um membro da família da erva-doce (Apiaceae) nas montanhas do nordeste do Arizona.* (b) *Carapaça de um besouro do mesmo estrato fossilífero que* Archaeanthus, *uma angiosperma extinta há 95-98 milhões de anos (ver Fig. 19.12). A evolução das plantas com flores é, em grande parte, a história do aumento da especialização das relações entre as flores e seus polinizadores, na qual os besouros tiveram um importante papel inicial.*

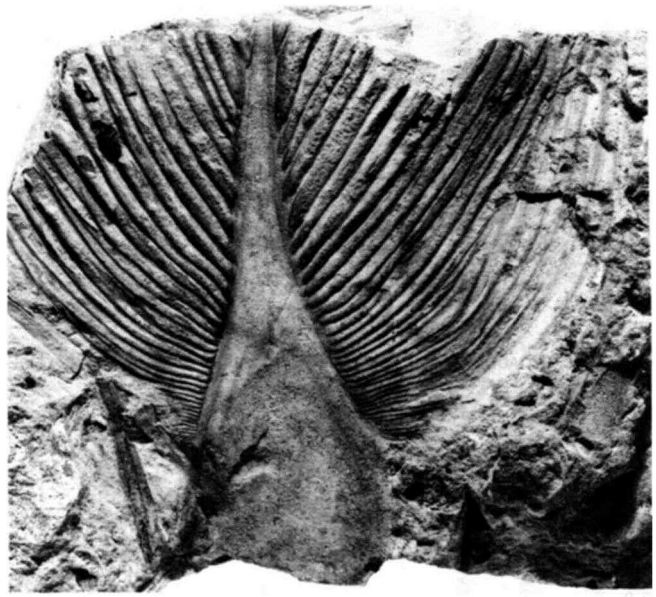
mistério abominável". Nos estratos fossilíferos iniciais, de cerca de 400 milhões de anos de idade, podem ser encontradas plantas vasculares simples, como as riniófitas e trimerófitas. Após isso ocorre uma proliferação de samambaias, licófitas, esfenófitas e pró-gimnospermas devoniana e carbonífera, as quais eram dominantes até cerca de 300 milhões de anos atrás. As primeiras plantas com sementes apareceram primeiro no Devoniano superior e precederam as floras dominadas por gimnospermas do Mesozóico. Finalmente, durante a primeira metade do período Cretáceo, em direção ao fim da era Mesozóica, as angiospermas apareceram, adquirindo dominância global na vegetação há cerca de 90 milhões de anos (Fig. 19.1). Por volta de 75 milhões de anos atrás, muitas famílias atuais e alguns gêneros atuais desta divisão já existiam (Fig. 19.2).

Por que as angiospermas atingiram a dominância mundial e então continuaram a se diversificar com extensão tão espetacular? Neste capítulo tentaremos responder esta questão, centrando nossa discussão nos parentescos das angiospermas, sua origem, a evolução das flores, a evolução dos frutos e o papel de certas substâncias químicas na evolução do grupo. Todos os cinco tópicos irão ajudar a ilustrar as razões para o enorme sucesso das angiospermas.

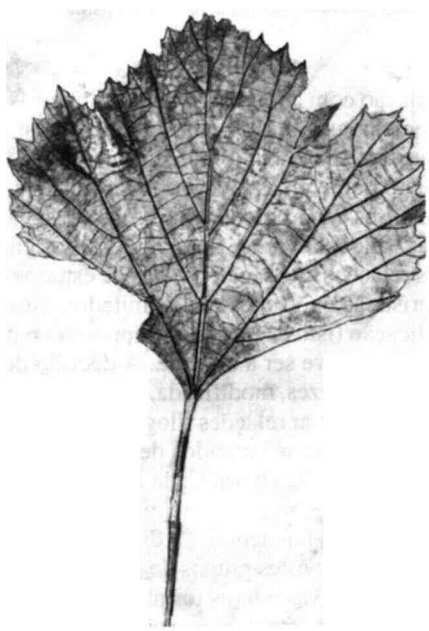
Ancestrais das Angiospermas

Desde o tempo de Darwin, os cientistas têm tentado entender a ancestralidade das angiospermas. Um primeiro caminho foi a procura de seus possíveis ancestrais no registro fóssil. Neste esforço, ênfase particular foi destinada em avaliar a facilidade com que as estruturas portadoras de óvulos de várias gimnospermas poderiam ter se transformado em um carpelo. Recentemente um enfoque diferente foi sugerido, o qual, ao invés de procurar por grupos ancestrais, simplesmente procura definir os principais grupos naturais de plantas com sementes e entender suas relações. O grau de relacionamento entre estes grupos é então usado para estimar há quanto tempo eles divergiram de seus ancestrais comuns. Um cientista que lidera esta linha de pesquisa é Peter Cra-

(a)



(b)



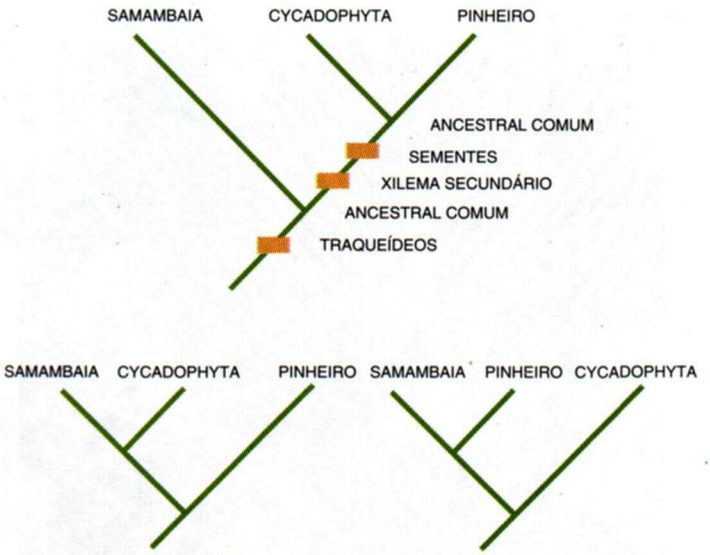
(c)

19.2
Fósseis de uma gimnosperma (a) *e duas angiospermas* (b, c) *de depósitos do Cretáceo superior (cerca de 70 milhões de anos) em Wyoming.* (a) *Ramo e escamas do cone de* Araucarites longifolia, *uma espécie extinta de conífera pertencente a uma família (Araucariaceae) agora restrita ao hemisfério sul. Um representante atual é o pinheiro da ilha Norfolk (*Araucaria heterophylla*).** (b) *Folha de uma palmeira,* Sebalites montana, *uma espécie extinta com parentesco distante em relação aos palmetos do sul dos Estados Unidos.* (c) *Folha de* Viburnum marginatum, *uma espécie extinta, pertencente ao gênero de arbustos conhecidos como* arrow-woods.**

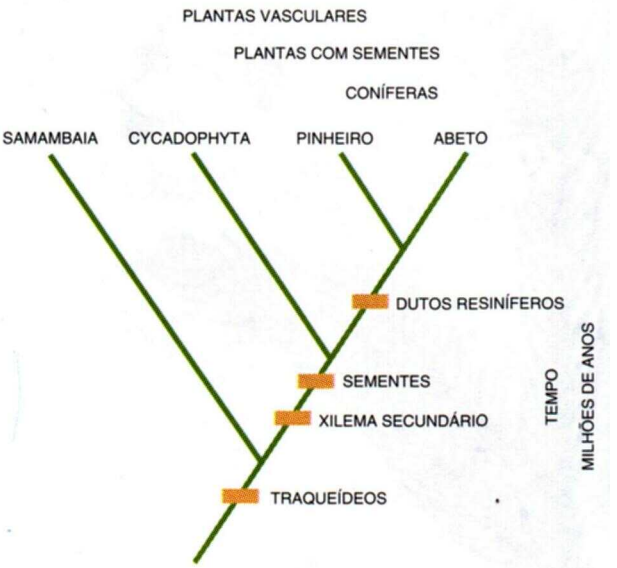
*N.T.: E também o pinheiro-do-paraná (*Araucaria angustifolia*).
**N.T.: Viburno. Seus ramos eram utilizados para confecção de flechas.

ne, do Field Museum of Natural History em Chicago. Ele forneceu muito da informação sobre a qual esta discussão está baseada.

A maneira mais simples para discutir relações filogenéticas (evolutivas) é aquela que envolve apenas três tipos (ou grupos) de plantas. Samambaias, Cycadophyta e pinheiros, por exemplo, possuem todos xilema com traqueídeos, e isto sugere que em algum ponto do passado distante estes grupos dividiram um ancestral comum que possuía traqueídeos. A questão pode então ser colocada: qual destes três grupos tem o ancestral em comum mais recente? Para três grupos existem apenas três possibilidades a escolher, e elas podem ser convenientemente resumidas por dendrogramas (Fig. 19.3). Cycadophyta e pinheiros têm ambos sementes e madeira (xilema secundário), que não ocorrem nas samambaias, e isto sustenta a idéia de as Cycadophyta e pinheiros terem dividido um ancestral comum entre si mais recentemente do que com as samambaias (Fig. 19.3a). Características que foram herdadas de um ancestral comum, como as sementes e traqueídeos neste exemplo, são ditas **homólogas.** Se um grupo adicional de plantas com madeira e sementes for introduzido neste quadro, como por exemplo os abetos (*Pseudotsuga*), homologias mais restritas necessitariam ser encontradas para esclarecer sua



19.3
Três representações possíveis das relações entre samambaias, Cycadophyta e pinheiros. A versão (a) *é provavelmente a correta, sendo baseada nas características indicadas.*



19.4
Relações filogenéticas entre samambaias, Cycadophyta, pinheiros e abetos, indicando as características em comum que sustentam este padrão particular de relação e os tempos aproximados onde ocorreu a divergência entre estes grupos.

relação com as Cycadophyta e pinheiros. Pinheiros e abetos são semelhantes por possuírem dutos resiníferos nas folhas, o que sugere que eles dividiram um ancestral comum mais recentemente do que com as Cycadophyta (Fig. 19.4). Se continuarmos as análises, incorporando mais características e mais grupos de plantas, freqüentemente surgem conflitos entre as conclusões sobre as relações que são derivadas de estudos que usam menos características ou grupos mais limitados. Nestes casos, a melhor explicação (isto é, aquela que apresenta o maior número de homologias), deve ser a adotada. A decisão deve ser então testada e, algumas vezes, modificada.

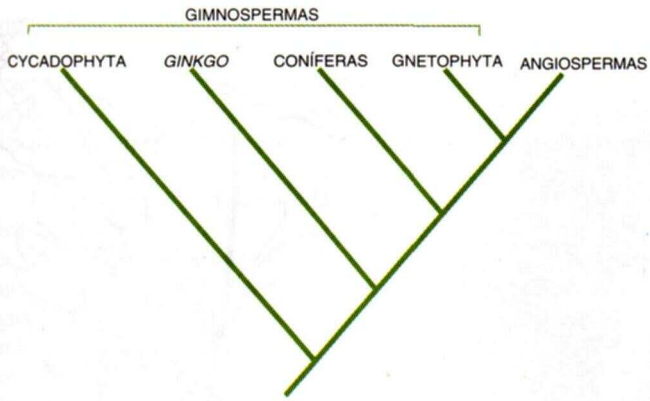
Estimar relações filogenéticas desta maneira leva a um padrão de grupos incluídos dentro de outros grupos, o que é chamado de **hierarquia.** Cada grupo, ou **clado,** é definido por uma ou mais homologias e inclui todos os descendentes de um ancestral comum hipotético. Os diagramas usados para expressar as relações entre estes grupos de plantas são chamados **cladogramas.** As plantas vasculares formam um clado, dentro do qual as plantas com sementes formam outro clado, dentro do qual as coníferas formam ainda outro clado (Fig. 19.4). O cladograma ainda prediz a seqüência na qual as homologias devem aparecer no registro fóssil. No nosso simples exemplo, evidências paleobotânicas se enquadram nestas previsões: traqueídeos apareceram há pelo menos 400 milhões de anos, sementes e xilema secundário há cerca de 350 milhões de anos e dutos resiníferos há cerca de 300 milhões de anos.

Certos tipos de similaridades, que à primeira vista parecem indicar relações de parentesco, na verdade não têm nenhum papel na estimativa de relações evolutivas em um cladograma. Por exemplo, os cones ovulados de Cycadophyta, pinheiros e abetos parecem similares, mas a similaridade é apenas superficial. Nas Cycadophyta, cada escama do cone é uma folha portadora de sementes modificada; nas coníferas, entretanto, cada escama do cone é uma estrutura complexa, como foi discutido no Cap. 17. Os cones de Cycadophyta e coníferas, portanto, parecem não ter evoluído a partir de um ancestral comum, e não podem ser usados para definir um clado; tais cones são estruturas ditas **análogas.** A sua similaridade, superficial, é devida à **convergência evolutiva** (ver Convergência Evolutiva, no Cap. 23). Em contraste, os cones compostos e ovulados de pinheiros e abetos são homólogos e podem ser usados para definir o clado das coníferas.

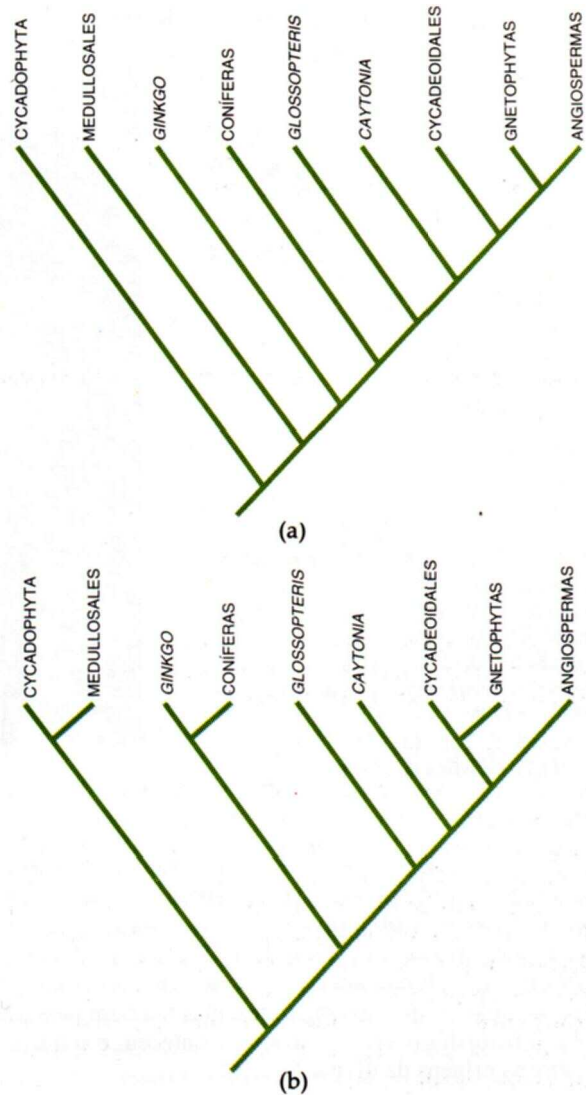
Uma outra fonte potencial de confusão, quando se estimam similaridades, resulta quando se adota estreitamente uma posição sobre uma homologia em particular. Por exemplo, as cavalinhas (*Equisetum*) e samambaias têm esporos livres (isto é, elas todas liberam os esporos, ao invés de reterem-nos no esporófito parental), mas esta característica não poderia ser usada para definir um clado, porque os esporos nestas plantas são também homólogos com parte da semente nas plantas com sementes. Um grupo definido por possuir esporos livres seria incompleto e não incluiria todos os descendentes de um único ancestral comum. O mesmo ancestral comum deveria também ter dado origem às plantas com sementes. Neste exemplo, existem duas homologias: possuir esporos e possuir megásporos modificados em sementes; estes definem dois clados, um dos quais está incluído no outro. Aquelas plantas vasculares que formam esporos livres não formam um clado por elas próprias.

Usando-se o raciocínio explicado acima, que é conhecido como **cladística** ou **análise filogenética,** o problema de reconhecer ancestrais das plantas com flores (os quais ainda não foram descobertos, ou que não estão representados no registro fóssil) é posto de lado. Ao invés disso, o objetivo é definir os principais clados das plantas com sementes e esclarecer as relações entre eles em termos evolutivos.

As plantas com sementes da atualidade fornecem o melhor material para o início da análise, já que são geralmente muito melhor compreendidas que seus parentes fósseis. Uma sugestão de cladograma das plantas com sementes atuais é apresentado na Fig. 19.5. Fica claro, a partir deste diagrama, que as únicas características que podem definir as gimnospermas também incluiriam as plantas com flores. Com efeito, as gimnospermas são



19.5
Relações filogenéticas entre as quatro divisões atuais de gimnospermas e as angiospermas.



19.6
(a) *e* (b) *Dois esquemas possíveis de relações filogenéticas entre os grupos vivos de plantas com sementes e alguns grupos extintos. As Medullosales,* Glossopteris *e* Caytonia *são todas pteridospermas, que, juntamente com outros grupos extintos, foram discutidos no Cap. 18. Estes cladogramas foram preparados por Peter Crane, do Field Museum of Natural History, de Chicago.*

meramente o que resta do clado das plantas com sementes, se deste fosse removido o clado das angiospermas.

Depois da análise das plantas atuais, o próximo passo é a incorporação do que se sabe sobre os grupos fósseis de plantas com sementes. Muitas plantas fósseis podem ser colocadas em grupos onde ainda existem membros vivos, mas outras são representantes de grupos que hoje estão inteiramente extintos. Estes clados extintos podem fornecer importantes vestígios para reconhecermos homologias, sendo portanto extremamente úteis para que possamos esclarecer idéias sobre relações evolutivas. Dois cladogramas expressam as relações entre os principais grupos de plantas com sementes vivos e fósseis (Fig. 19.6). Estas idéias certamente serão refinadas no futuro, especialmente quando se descobrir mais sobre alguns grupos extintos. Este esquema, entretanto, indica o pensamento atual sobre como as plantas com flores se encaixam no padrão geral da evolução. É significativo, por exemplo, que as Cycadeoidales, que têm ligações com as angiospermas e Gnetophyta, apareceram no registro fóssil no período Triássico, há cerca de 225 milhões de anos; isto parece colocar certos limites sobre a possível data de aparecimento das angiospermas. Métodos bioquímicos estão agora sendo usados para definir mais claramente as relações das angiospermas.

Origem das Angiospermas

As características únicas das angiospermas claramente surgiram numa planta com sementes, provavelmente um arbusto que carecia de flores, carpelos fechados e frutos. Os fósseis de angiospermas mais antigos são grãos de pólen de cerca de 127 milhões de anos de idade, do Cretáceo inferior. Estes grãos de pólen tinham um único poro; eram similares (mas distinguíveis) a esporos de samambaias e polens de gimnospermas. É possível que as angiospermas que existiam há mais de 127 milhões de anos tivessem pólen indistinguível daquele das gimnospermas, sendo essa a razão para não detectarmos as angiospermas anteriormente no registro fóssil.

As flores mais antigas conhecidas, reveladas em 1990, foram encontradas próximo a Melbourne, Austrália (Fig. 19.7). As flores desta angiosperma fóssil de 120 milhões de anos, que possuem brácteas, são pistiladas e as folhas são simples. Esta dicotiledônea arcaica, uma erva perene, que talvez crescesse em locais brejosos, pode ter sido semelhante às atuais plantas da pimenta-do-reino (Piperaceae). Esta planta lembra o tipo de dicotiledôneas que foram consideradas como possíveis formas ancestrais. Se as angiospermas mais antigas tivessem este hábito herbáceo, elas formariam fósseis apenas raramente, as folhas tenderiam a murchar ainda quando unidas às plantas, e as plantas seriam, assim, de difícil detecção no registro fóssil.

Estimativas conservadoras indicam entre 130 e 140 milhões de anos a idade das angiospermas. Com base nas diferenças entre algumas macromoléculas, cientistas têm estimado o tempo de divergência entre mono- e dicotiledôneas em 200 a 230 milhões de anos atrás. Esta data, bastante antiga, contradiz as evidências fósseis e precisa ser avaliada novamente.

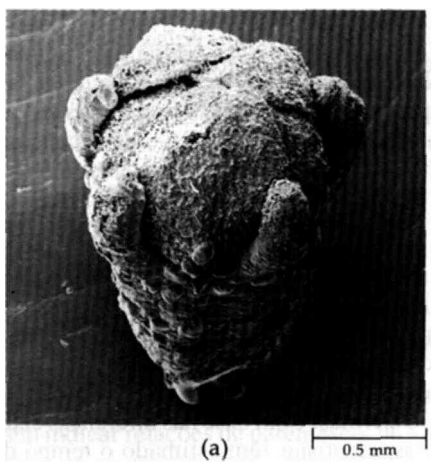
No máximo há 120 milhões de anos, o pólen com três aberturas, característico da grande maioria das dicotiledôneas, exceto as mais primitivas, apareceu no registro fóssil. Independente de sua idade como grupo, as angiospermas não se tornaram alta-

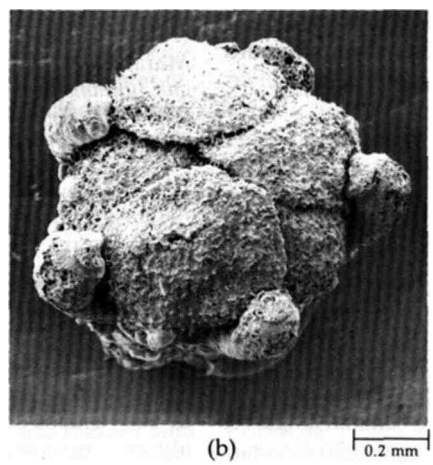
19.7
A flor de angiosperma mais antiga já encontrada, tem cerca de 120 milhões de anos, proveniente de sítios próximos a Melbourne, Austrália. Este fóssil, que é provavelmente de uma planta herbácea, foi reconhecido como angiosperma recentemente, sendo divulgado em 1990 por D.W. Taylor e L.J. Hickey, da Universidade de Yale. (a) *O fóssil.* (b) *Interpretação artística da planta.*

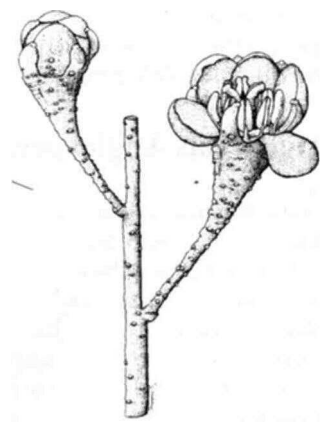
mente diversificadas inicialmente, e a maioria das ordens e famílias apareceram pela primeira vez na África ou América do Sul. Há aproximadamente 90 milhões de anos, muitas das ordens e famílias atuais apareceram (Figs. 19.2, 19.8), e as plantas com flores tornaram-se dominantes, através do hemisfério norte. Durante os 10 milhões de anos seguintes, elas também passaram a dominar o hemisfério sul. Como isto aconteceu, e o que sabemos sobre as origens da divisão?

Irradiação Adaptativa das Angiospermas

O paleobotânico Daniel Axelrod, da Universidade da Califórnia, em Davis, sugeriu, tendo por base sua análise do registro fóssil e das angiospermas primitivas hoje existentes, que a evolução inicial do grupo se deu longe das bacias sedimentares, onde são







19.8
Silvianthemum suecicum, *uma angiosperma relativamente especializada, que ocorreu no Cretáceo superior, no sul da Suécia, cerca de 80 milhões de anos atrás. Bem preservadas na argila, estas pequenas flores são díclinas, radialmente simétricas, com cinco sépalas e cinco pétalas livres, três carpelos fundidos, disco nectarífero e numerosas sementes. Como os dois outros gêneros que ocorrem com ele,* Silvianthemum *é muito relacionado à família Saxifragaceae, e especialmente a alguns dos grupos lenhosos.* (a) *e* (b) *Duas vistas das flores fósseis.* (c) *Reconstrução da flor e do botão. Else Marie Friis e seus colaboradores têm dado uma importante contribuição ao nosso conhecimento das angiospermas fósseis.*

comumente encontrados depósitos fósseis. Nas montanhas e planaltos dos trópicos, as angiospermas poderiam ter se diversificado em muitas formas, sem que seus restos tenham sido preservados no registro fóssil. Apenas subseqüentemente, quando elas invadiram as planícies, há cerca de 125 milhões de anos, sua presença e diversidade tornaram-se evidentes.

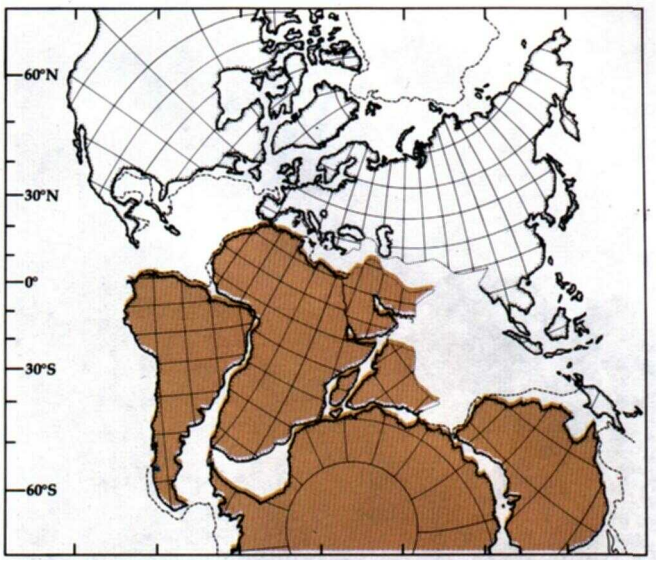
As primeiras plantas com flores possuíam muitas características adaptativas, que as fizeram particularmente resistentes à seca e ao frio. Estas características eram as folhas coriáceas, com tamanho reduzido; elementos de vaso (eficientes condutoras de água); e uma cobertura da semente resistente que protegia o embrião jovem do dessecamento. Estes caracteres não são encontrados em todas as angiospermas nem estão restritos a elas, mas certamente tiveram um papel importante no sucesso da divisão.

Muitos outros fatores parecem importantes no sucesso inicial e na continuidade deste sucesso das angiospermas, e discutiremos alguns deles com mais detalhes ao longo deste capítulo. A evolução dos elementos de tubo crivados provavelmente tornou possível uma condução mais eficiente de açúcares através da planta pelo floema, do mesmo modo que os elementos de vaso foram mais eficientes que os traqueídeos no xilema. Talvez, também de maior importância tenham sido os aperfeiçoamentos dos sistemas de polinização e dispersão de sementes, que se tornaram característicos das plantas com flores, mais avançadas, permitindo que as populações ocorressem com indivíduos bastante espalhados entre si em diferentes tipos de habitats. A enorme diversidade química das angiospermas, que incluem as muitas defesas contra doenças e herbívoros, foram também muito importantes, como veremos adiante. Estas e outras características são a base em que, comparadas com outras plantas, as angiospermas podem reproduzir-se rápida e eficientemente.

Uma inovação importante das angiospermas foi a evolução do hábito decíduo. Existem algumas gimnospermas decíduas, mas muito poucas, em relação ao tamanho total do grupo. O hábito decíduo parece ter aparecido primeiro em áreas tropicais que experimentavam secas periódicas. Descendentes destas plantas, então, espalharam-se para o norte, onde partes do ano eram tão frias, que não havia água disponível para o crescimento. Outras modificações de hábito nas angiospermas, como a evolução de ervas perenes, e eventualmente de anuais, permitiram sua sobrevivência em condições mais extremas do que aquelas possíveis para seus ancestrais lenhosos. Todas estas adaptações deram às angiospermas vantagens seletivas em um mundo onde o clima tornava-se progressivamente mais estressante, isto é, durante os últimos 50 milhões de anos, o período mais importante da evolução das angiospermas.

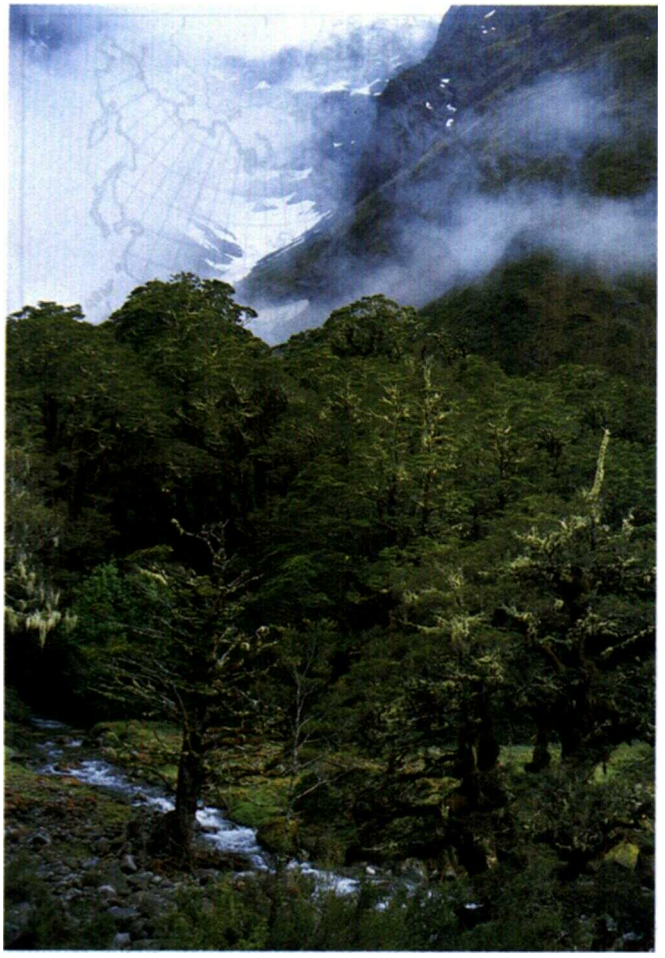
Há cerca de 127 milhões de anos, quando o pólen das angiospermas tornou-se parte do registro fóssil, a África e a América do Sul estavam diretamente ligadas uma à outra e também com a Antártida, Índia e Austrália, formando o supercontinente austral, o Gondwana (Fig. 19.9). África e América do Sul, começaram a separar-se neste período, formando o Atlântico Sul, mas elas não se separaram totalmente nas regiões tropicais até cerca de 90 milhões de anos atrás. A Índia iniciou o movimento para o norte neste mesmo período, colidindo com a Ásia há cerca de 45 milhões de anos e causando o surgimento do Himalaia neste processo. A Austrália iniciou sua separação da Antártida há cerca de 55 milhões de anos, mas tal separação não esteve completa até recentemente.

Nas regiões centrais da parte oeste do Gondwana, formada pelos atuais continentes da África e América do Sul, ambientes áridos a subúmidos estavam bem representados, nos quais as angiospermas e outros tipos de organismos foram desafiados a produzir novas formas. Com a separação final destes dois continentes, no tempo em que as angiospermas tornaram-se abundantes no registro fóssil em todo o mundo, o clima mundial mudou bastante. Este foi especialmente o caso das regiões equatoriais, onde o clima tornou-se brando, com poucos extremos de temperatura e umidade. Estas mudanças são consideradas como tendo relação com o sucesso evolutivo das primeiras angiospermas, as quais passaram a dominar as floras em toda a terra.



19.9
Relação entre as áreas terrestres do sul do planeta, na época do aparecimento das angiospermas no registro fóssil (há 127 milhões de anos). Na metade do período Cretáceo, há cerca de 100 milhões de anos, a América do Sul ainda estava ligada à África, Madagáscar, Índia e Austrália via Antártida. Essas massas de terra, aqui indicadas com coloração diferenciada, formavam o supercontinente do Gondwana.

Quando a Índia e a Austrália estavam bem ao sul, elas estavam cobertas por vegetação típica de clima frio e temperado. Naquele tempo, alguns grupos exclusivos de animais e plantas eram divididos pelo sul da América do Sul e sudeste da Austrália-Tasmânia, tendo adquirido este padrão de distribuição geográfica, pelas migrações antárticas, antes do começo da glaciação no local, ocorrida há cerca de 20 milhões de anos (Fig. 19.10). Com o movimento da Austrália para o norte nos últimos 55 milhões de anos, ela alcançou a grande zona de aridez que margeia os trópicos, e as comunidades mais áridas que eram bastante espalhadas no Continente Australiano expandiram-se grandemente. Com a proximidade da Ásia, a parte norte da Austrália alcançou climas verdadeiramente tropicais pela primeira vez, sendo invadida por animais e plantas da Ásia tropical. Em grande parte, entretanto, as plantas e animais característicos da Ásia e os característicos da Austrália permaneceram geograficamente separados e a linha separando as áreas de cada tipo de fauna e flora é conhecida como "linha de Wallace", homenageando Alfred Russel Wallace, um naturalista e explorador daquelas regiões (Wallace é também lembrado como o jovem que, simultaneamente com Darwin, propôs a teoria da evolução pela seleção natural). Os animais e plantas originais da Austrália temperada sobreviveram na ponta sudeste do continente, na Tasmânia e na Nova Zelândia, que se separou da Austrália há cerca de 80 milhões de anos, movendo-se para nordeste.



19.10
Esta floresta de Nothofagus menziesii, *crescendo na Nova Zelândia, é um legado da floresta temperada fria que se estendia do sul da América do Sul, através da Antártida, até a Austrália e Nova Zelândia de cerca de 80 milhões até 30 milhões de anos atrás. Grandes espaços foram surgindo entre estas massas de terra, desde aquele período até o presente.*

A flora e a fauna originais da Índia não tiveram a mesma sorte, e apenas poucos remanescentes delas vivem atualmente. A Índia moveu-se muito mais que a Austrália, cruzando neste processo a zona árida do hemisfério sul, os trópicos e, depois, a zona árida do hemisfério norte. Como resultado, quase toda a fauna e a flora originais extinguiram-se, e foram eventualmente substituídas por plantas e animais dos desertos, trópicos e regiões montanhosas da Eurásia.

A Evolução da Flor

As flores fósseis do Cretáceo, com poucas exceções, pertencem a dois grupos. Os membros do primeiro grupo se assemelham ao fóssil australiano de 120 milhões de anos, já discutido (Fig. 19.7). Eles têm relativamente poucas partes florais, e as flores são freqüentemente unissexuais. Podem ser comparados ou considerados ancestrais de famílias atuais como Chloranthaceae, Piperaceae (família da pimenta-do-reino) e Platanaceae. Fósseis de até cerca de 110 milhões de anos assemelham-se a esta última família, que parece ser um dos grupos mais velhos de angiospermas ainda vivos.

O segundo grupo de fósseis de angiospermas antigas consiste em plantas com flores grandes, robustas, hermafroditas e com muitas partes livres, arranjadas espiraladamente em um eixo alongado, como em *Magnolia* (Fig. 19.11). Um exemplo de planta deste segundo grupo é *Archaeanthus linnenbergeri,* o único membro conhecido de uma família extinta de angiospermas (Fig. 19.12). As flores de *Archaeanthus* tinham um eixo alongado com cerca de 100 a 130 carpelos, arranjados em espiral, que produziam eventualmente de 10 a 18 sementes. Existiam três partes externas do perianto e seis a nove internas; os estames eram numerosos e dispostos em espiral. *Archaeanthus* habitava o que eram as planícies costeiras subtropicais do Kansas e era provavelmente uma pequena árvore ou arbusto decíduo.

AS PARTES DA FLOR

As famílias atuais de angiospermas antigas freqüentemente mostram considerável variação no número de partes florais e na disposição destas. Presumivelmente esta variação também ocorreu nas angiospermas do Cretáceo inferior e explica a grande divergência de tipos florais então encontrados. Famílias modernas de angiospermas, muito mais especializadas, em contraste, são altamente constantes em suas características florais, com pouca variação evidente entre seus membros.

Quais são as características florais que eram comuns às angiospermas primitivas e que ainda estão presentes em membros antigos da divisão hoje em dia? Consideraremos estas características em relação aos diferentes verticilos da flor, que foram discutidos no Cap. 18.

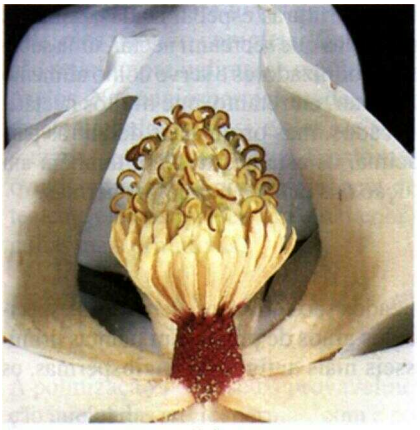
O Perianto

Nas angiospermas primitivas e em seus ancestrais do Cretáceo, o perianto, se presente, não era dividido nitidamente em cálice e corola; existia uma transição gradual entre estes verticilos, como nas modernas magnólias e nenúfares (*Nymphaea*). Em algumas angiospermas, incluindo os nenúfares, as pétalas parecem ser derivadas das sépalas; em outras palavras, as pétalas podem ser vistas como folhas modificadas que se especializaram na atração de polinizadores. Em muitos membros da divisão, entretanto, as pétalas são provavelmente derivadas originalmente de estames que perderam seus esporângios, tornando-se especialmente modificados para seu novo papel. Muitas pétalas, como os estames, são supridas por um único feixe vascular; em contraste, as sépalas são normalmente supridas com o mesmo número de feixes que as folhas da mesma planta (freqüentemente três ou mais). Nas pétalas e sépalas, os feixes vasculares normalmente se ramificam; assim o número de feixes que suprem as estruturas não pode ser determinado pelo número de nervuras presentes nestas.

Fusão de pétalas ocorreu durante a evolução de muitos grupos, resultando na corola tubular, característica de muitas famílias. Quando uma corola tubular está presente, os estames normalmente se fundem a ela, parecendo dela surgir. Em grande número de famílias mais avançadas, as sépalas estão similarmente fundidas em um tubo.

O Androceu

Embora o número de estames nas angiospermas primitivas seja altamente variável, eles são freqüentemente grandes e vistosos,

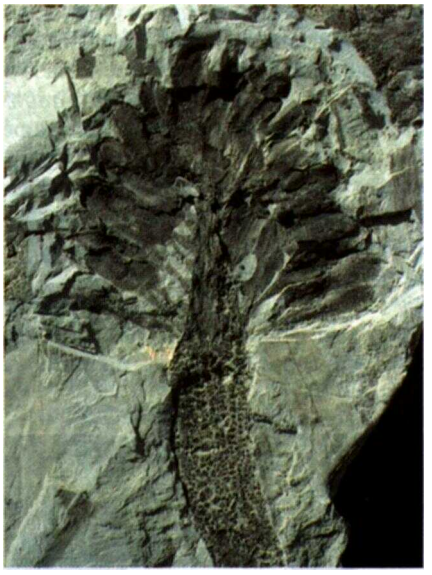


(a)

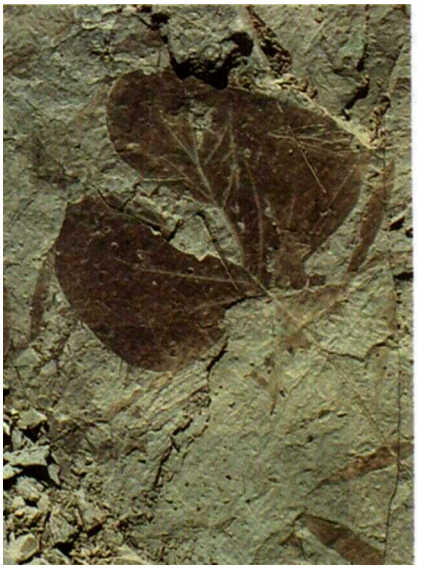
(b)

(c)

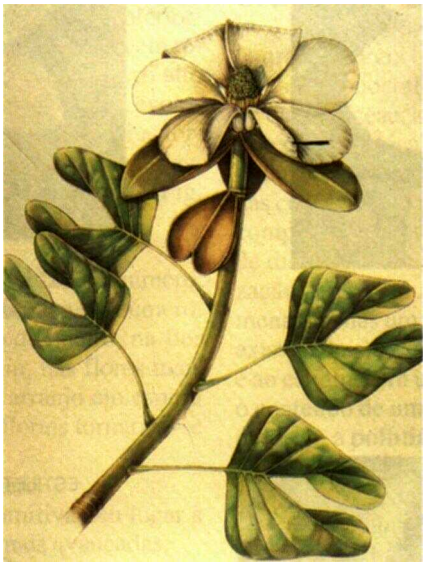
19.11
*Flores e frutos de magnólia (*Magnolia grandiflora*). O receptáculo cônico porta numerosos carpelos dispostos em espiral, dos quais emergem estiletes curvos. Abaixo destes em* (a) *e* (b) *estão os estames cor de creme.* (a) *As anteras ainda não liberaram pólen, enquanto os estigmas estão receptivos. Em outras palavras, a espécie é protogínica.* (b) *O eixo floral de uma flor de dois dias, mostrando os estigmas não receptivos e os estames, liberando pólen.* (c) *Fruto, mostrando os carpelos, e as sementes vermelho-brilhantes.*



(a)



(b)



(c)

(d)

19.12
Archaeanthus linnenbergeri, *uma angiosperma extinta que lembra as atuais magnólias.* (a) *Eixo reprodutivo fóssil.* (b) *Folha fóssil.* (c) *Reconstrução de um ramo florífero.* (d) *Reconstrução de um ramo com fruto. As reconstruções foram baseadas nos estudos de David Dilcher, da Universidade da Flórida, e foram desenhadas por Megan Rohn. Estudos cuidadosos de Dilcher e seus discípulos estão revelando consenso sobre a natureza das primeiras angiospermas e suas flores.*

tendo um papel óbvio na atração de visitantes florais. Os estames de algumas angiospermas primitivas também produzem aromas, que também atraem insetos. Em contraste, os estames das angiospermas mais avançadas são usualmente finos (por exemplo, ver as Figs. 18.4 e 18.6), tendo pouco ou nenhum papel na atração de visitantes às flores.

Em algumas flores especializadas, os estames se fundem. Os estames podem estar fundidos entre si formando estruturas colunares, como nas famílias do feijão, melão, hibisco (Fig. 19.13d) e girassol, ou podem estar fundidos à corola, como nas famílias do ipê, batata-doce e hortelã.

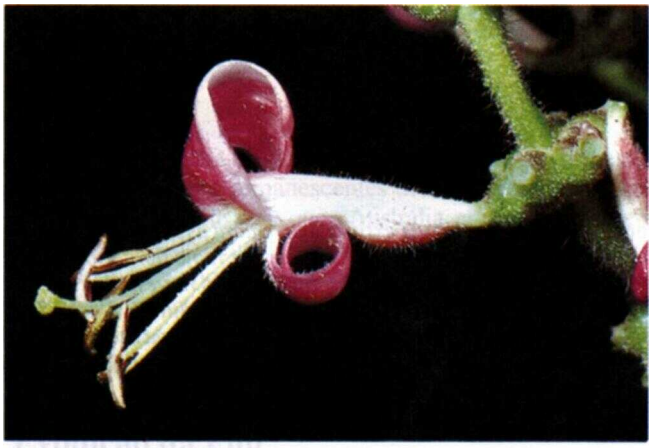
Em algumas famílias mais avançadas, alguns dos estames ficaram secundariamente estéreis, isto é, perderam seus esporângios e transformaram-se em estruturas especializadas, como os nectários. Nectários são glândulas que secretam néctar, uma substância açucarada que atrai os polinizadores e serve como alimento para eles. É importante salientar, entretanto, que muitos nectários não são estames modificados, mas originários de outras partes florais. Como visto acima, os estames tiveram também um papel importante na evolução das pétalas nas angiospermas.

O Carpelo

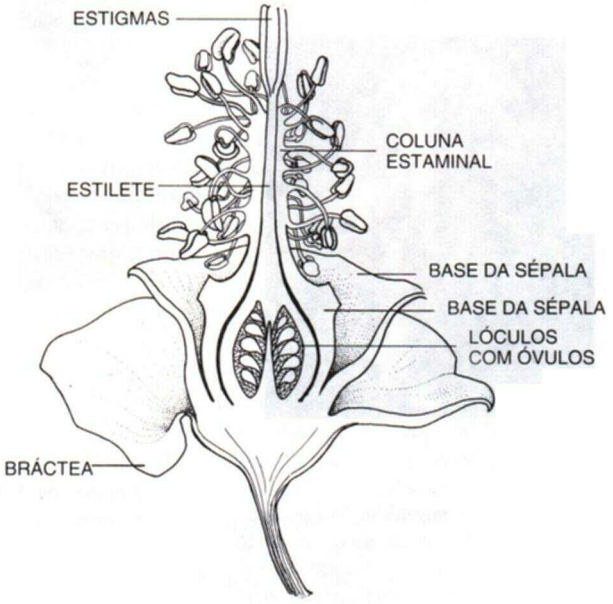
Carpelos menos especializados são foliáceos, sem áreas especializadas para a deposição dos grãos de pólen. Em plantas primitivas, incluindo-se os fósseis mais antigos de angiospermas, os

(a)

(b)



(c)



(d)

19.13
Exemplos de flores especializadas. (a) Chimaphila umbellata. *As sépalas (não visíveis) e pétalas estão reduzidas a cinco cada, os estames a 10 e os cinco carpelos estão fundidos em um gineceu composto com um único estigma.* (b) *Lótus,* Nelumbo lutea. *As sépalas indiferenciadas, e as numerosas pétalas e estames, estão dispostos espiraladamente; os carpelos estão imersos no receptáculo.* (c) Lonicera hispidula. *O ovário é ínfero e tem dois ou três lóculos; as sépalas estão reduzidas a pequenos dentes no seu ápice. As pétalas estão fundidas em um tubo na flor zigomorfa (bilateralmente simétrica), e os cinco estames estão unidos à sua parede interna. O estilete é maior que os estames, e o estigma é elevado sobre estes; um polinizador visitando esta flor contactaria o estigma primeiro, e assim, se ele estivesse carregado de pólen de outra flor, depositaria o pólen no estigma antes de alcançar as anteras. Frutos desta espécie são mostrados na Fig. 19.46c.* (d) *Um diagrama de uma flor do algodoeiro* (Gossypium)*, da família do hibisco (Malvaceae), mostrando a coluna de estames fundidos ao redor do estilete.*

carpelos são sempre livres entre si; em umas poucas angiospermas, eles não são completamente fechados, embora a polinização seja sempre indireta, e o pólen não entra em contato com os óvulos. Nas angiospermas modernas, os carpelos são freqüentemente fundidos entre si, e eles são nitidamente diferenciados em estigmas, estiletes e ovários. Existe muita variação no arranjo dos óvulos entre grupos contemporâneos de angiospermas, e freqüentemente eles se apresentam em menor quantidade do que nas famílias mais primitivas.

TENDÊNCIAS EVOLUTIVAS ENTRE AS FLORES

A polinização por insetos provavelmente impulsionou a evolução inicial das angiospermas, com a polinização indireta favorecendo a competição entre muitos grãos de pólen, enquanto crescem através do tecido estigmático. As flores dos primeiros membros da divisão provavelmente eram hermafroditas, mas flores unissexuais apareceram em muitas famílias nos primeiros tempos. O perianto era constituído de estruturas foliáceas, mas esta característica foi perdida em diferentes grupos, e cedo tornou-se diferenciado em estruturas sepalóides e petalóides na história de muitas outras linhas evolutivas. Como já mencionamos anteriormente, angiospermas do período Cretáceo eram variáveis em relação ao número de suas partes florais, sendo este número alto ou baixo em diferentes representantes da divisão. Com a evolução seguindo seu curso, e as relações com os polinizadores tornando-se mais estreitas, os padrões florais tornaram-se mais estereotipados, com as quatro seguintes tendências evidentes (Fig. 19.13):

1. A partir de flores com muitas partes, indefinidas em número, as flores evoluíram para poucas partes, definidas em número.
2. O número de tipos de partes foi reduzido de quatro, na flor primitiva, a três, dois e, algumas vezes, um, nas flores mais avançadas. O ramo diminuiu, tanto que o arranjo em espiral das partes não é mais evidente. As partes florais tornaram-se fundidas.
3. O ovário tornou-se ínfero, ao invés de súpero.
4. A simetria radial (actinomorfa) da flor primitiva deu lugar à simetria bilateral (zigomorfia), nas flores mais avançadas.

EXEMPLOS DE FAMÍLIAS ESPECIALIZADAS

Entre as flores evolutivamente mais especializadas estão aquelas da família Asteraceae (Compositae), que são dicotiledôneas, e aquelas da família Orchidaceae, que são monocotiledôneas. Em número de espécies, estas são as maiores famílias de angiospermas.

Asteraceae

Nas Asteraceae (as compostas), as flores epíginas são relativamente pequenas e bastante agrupadas, em um capítulo. Cada uma das pequenas flores tem um ovário ínfero, composto de dois carpelos fundidos, com apenas um óvulo em um lóculo (Fig. 19.14).

Nas flores das compostas, os estames estão reduzidos a cinco e são freqüentemente fundidos entre si e adnados à corola. As pétalas, também em número de cinco, são fundidas entre si e ao ovário, e as sépalas estão ausentes ou reduzidas a uma série de cerdas ou escamas, conhecidas como ***pappus***. O *pappus* serve freqüentemente como auxiliar na dispersão pelo vento, como acontece no familiar dente-de-leão (Fig. 19.14c; ver também Figs. 19.42 e 19.43). Em outros membros desta família, como o picão *(Bidens)*, o *pappus* pode ter pequenos ganchos, servindo para aderir o fruto a um animal que passa, aumentando suas possibilidades de ser disperso de um local a outro. Em muitos membros da família Asteraceae, cada capítulo inclui dois tipos de flor: (1) flores do disco, que estão na porção central da inflorescência, e (2) flores do raio, que estão na periferia. As flores do raio são freqüentemente pistiladas, mas algumas vezes são completamente estéreis. Em alguns membros da família, como a margarida, a corola fundida de cada flor do raio forma uma estrutura longa, semelhante à pétala de uma flor.

Em geral, o capítulo das compostas tem a aparência de uma única grande flor. Diferentemente da maioria das flores, entretanto, o capítulo amadurece em um período de dias, com as flores individuais abrindo-se seguidamente em uma espiral centrípeta. Como conseqüência, os óvulos em um dado capítulo podem ser fecundados por diferentes doadores de pólen. O sucesso deste plano como estratégia evolutiva pode ser atestado pela grande abundância de membros de Asteraceae, que, com cerca de 22.000 espécies, é a segunda maior família de plantas com flores.

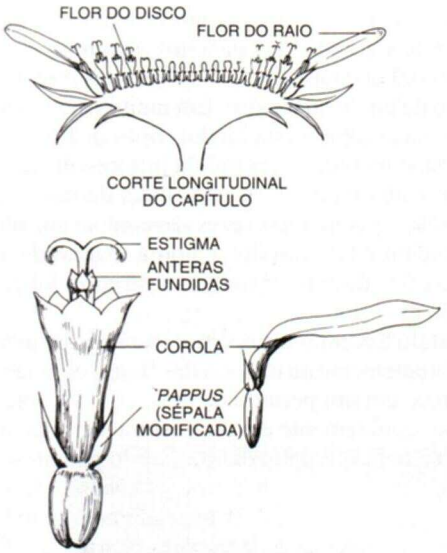
Orchidaceae

Outra estratégia bem-sucedida é a das orquídeas (Orchidaceae), que são monocotiledôneas. Existem pelo menos 24.000 espécies de Orchidaceae, a maior família de angiospermas. A maioria das espécies é tropical, com cerca de 140 nativas dos Estados Unidos e Canadá. Nas orquídeas, os três carpelos estão fundidos e, como nas compostas, o ovário é ínfero (Fig. 19.15). Diferentemente das compostas, entretanto, cada ovário de orquídea contém milhares de diminutos óvulos; conseqüentemente, cada evento de polinização pode resultar numa produção enorme de sementes. Usualmente apenas um estame está presente (em uma das subfamílias, existem dois) e este estame é caracteristicamente adnado ao estilete e ao estigma, em uma estrutura complexa chamada **coluna.** Todo o conteúdo de uma antera está agrupado e é disperso como uma unidade, a **polínia** (ver Fig. 19.26b). As três pétalas estão modificadas de forma que as duas laterais formem alas, e a terceira forma o lábio, ou labelo, que é freqüentemente grande e vistoso. As sépalas, também em número de três, são freqüentemente coloridas e semelhantes às pétalas na aparência. A flor é sempre zigomorfa e freqüentemente de aparência bizarra.

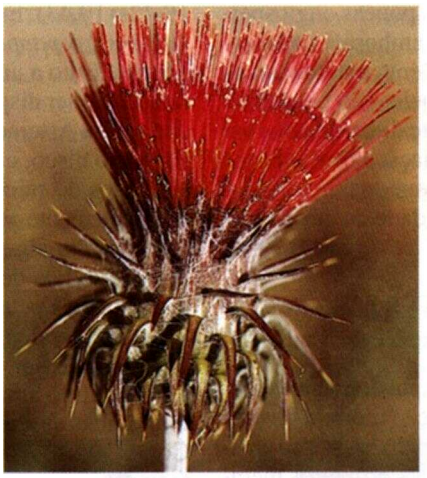
Dentre as orquídeas, algumas têm o tamanho de uma cabeça de alfinete, e outras têm flores com diâmetro maior que 20 cm. Alguns gêneros contêm espécies saprófitas; duas espécies australianas crescem totalmente sob o solo, e suas flores aparecem através de rachaduras, onde são polinizadas por moscas (Fig. 19.16). Na produção comercial de orquídeas, as plantas são clonadas através de pedaços de tecido meristemático, e milhares de plantas idênticas podem ser produzidas rápida e eficientemente (ver Cap. 25). Existem mais de 60.000 híbridos de orquídeas registrados e muitos deles envolvem dois ou mais gêneros. Os frutos das orquídeas do gênero *Vanilla* são a fonte natural do popular aromatizante conhecido como baunilha (Fig. 19.17).

OS AGENTES DA EVOLUÇÃO

As plantas, diferentemente dos animais, não podem mover-se de um lugar para o outro para procurar comida e abrigo, ou para encontrar um parceiro. Em geral, as plantas podem satisfazer estas necessidades por respostas de crescimento, ou pelas estruturas por elas produzidas. Muitas angiospermas, entretanto, desen-



(a)



(b)

(c)

(d)

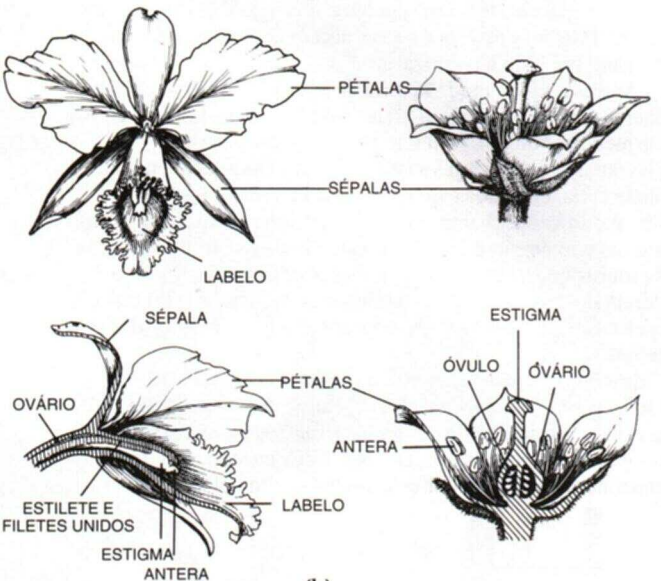
19.14
Compostas (família Asteraceae). (a) *Diagrama mostrando a organização do capítulo em um membro desta família. As flores estão subordinadas à aparência geral do capítulo, que funciona como uma única grande flor na atração dos polinizadores.* (b) *Cardo* (Cirsium pastoris). *Membros da tribo de Cirsium têm apenas as flores do disco. Esta espécie em particular, com suas flores intensamente vermelhas, é visitada regularmente por beija-flores, que é seu polinizador principal.* (c) Agoseris, *um parente do dente-de-leão,* Taraxacum. *Nas inflorescências da tribo da chicória (o grupo de compostas ao qual o dente-de-leão e seus parentes pertencem), não existem flores do disco, e as flores marginais, do raio, são freqüentemente aumentadas.* (d) *Girassol,* Helianthus annuus.

volveram uma série de características que, como resultado, permitem a elas mobilidade direta na procura de um parceiro sexual; esta série de características está personalizada na flor. Por atrair insetos e outros animais com suas flores, e por direcionar o comportamento destes animais, de forma que a polinização cruzada (e, portanto, a fecundação cruzada) possa ocorrer em alta freqüência, as angiospermas transcenderam sua condição fixa ao solo e, de certa maneira, tornaram-se tão móveis como os animais, neste aspecto. Como isto foi conseguido?

As primeiras plantas portadoras de sementes, vários grupos de gimnospermas, eram polinizadas passivamente. Grande quantidade de pólen era levada pelo vento, alcançando por acaso as vizinhanças dos óvulos. Estes, que estavam nas folhas ou no interior de cones, exsudavam gotas pegajosas de seiva por suas micrópilas. Estas gotas serviam para fixar o pólen e levá-lo à micrópila, como acontece nas gimnospermas atuais. Como em muitas Cycadophyta modernas (ver Cap. 17), e em algumas Gnetophyta, os insetos se alimentam do pólen e de outras partes florais, retornando a esta nova fonte de alimento, e assim transferindo pólen de uma planta a outra. Tal mecanismo é mais eficiente do que a polinização passiva pelo vento, permitindo uma polinização muito mais exata, com menor quantidade de pólen envolvida.

Quanto mais atrativas eram as plantas aos insetos (ver Fig. 19.1), mais freqüentemente elas poderiam ser visitadas e mais sementes elas produziriam. Qualquer mudança fenotípica que tornasse estas visitas mais freqüentes, ou mais eficientes, ofereceria uma vantagem seletiva. Alguns desenvolvimentos evolutivos importantes se seguiram. Por exemplo, plantas que tivessem flores que oferecessem fontes especiais de alimento para seus

(a)



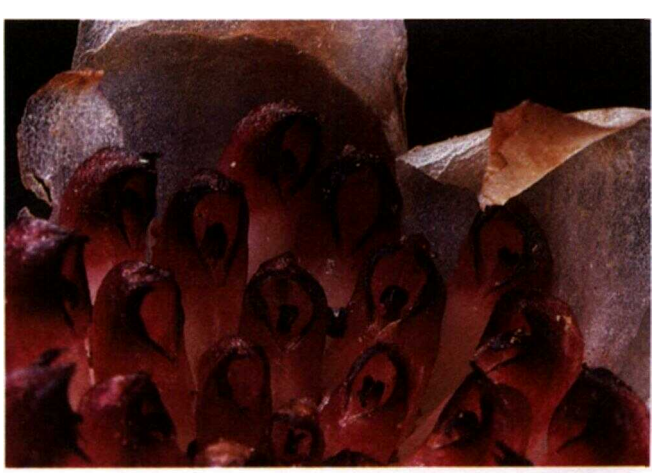
(b)

19.15
(a) *Uma orquídea do gênero* Cattleya. *As orquídeas formam uma das famílias mais especializadas de monocotiledôneas.* (b) *Comparação entre as partes de uma flor de orquídea, à esquerda, com uma flor radialmente simétrica, à direita. O labelo é uma pétala modificada, que serve como plataforma de pouso para insetos.*

polinizadores teriam uma vantagem seletiva. Adicionalmente às partes florais comestíveis, pólen e líquido viscoso em volta dos óvulos, as plantas desenvolveram nectários florais, os quais, como previamente mencionado, produzem o **néctar** açucarado e nutritivo, que é uma fonte de energia para os insetos e outros animais.

A atração de insetos aos óvulos nus das gimnospermas algumas vezes resultou na perda de alguns dos óvulos para os insetos. A evolução de um carpelo fechado, portanto, deu a certas plantas — os ancestrais das angiospermas — uma vantagem reprodutiva e, portanto, seletiva. Mudanças posteriores na forma da flor, como a evolução de um ovário ínfero, podem ter sido meios adicionais de proteger os óvulos de serem comidos por insetos e outros animais, oferecendo assim uma vantagem reprodutiva adicional.

(a)



(b)

19.16
Rhizanthella, *uma orquídea australiana, cresce inteiramente sob o solo. Rachaduras no solo formadas durante a estação seca revelam as flores, que nunca aparecem acima da superfície do solo.* (a) *Uma vista de cima, com as folhas e detritos removidos das brácteas de* Rhizanthella, *através das quais os polinizadores (moscas) entram.* (b) *Algumas flores de* Rhizanthella *são vistas aqui rodeadas pelas brácteas protetoras.*

Polinização na Família dos Antúrios

Os conhecidos filodendros, e as costelas-de-adão, que crescem em nossos jardins, têm uma característica que é única entre as plantas: suas inflorescências se aquecem consideravelmente, como um prelúdio à polinização. Estas plantas são membros das Araceae, uma grande família de plantas com cerca de 106 gêneros e 3.000 espécies, a grande maioria delas tropical (a). Nos membros desta família, as flores são pequenas e unissexuais.* Estas flores são agrupadas densamente em uma coluna ereta, chamada **espádice,** o qual é rodeado por uma folha modificada, chamada **espata.** As flores de quase todas as Araceae emitem odor forte e desagradável, que atrai as moscas e besouros que as polinizam. As flores de algumas Araceae diferem desta norma; por exemplo, muitos membros do grande gênero *Anthurium* têm aromas agradáveis e são polinizados por abelhas.

Em muitas Araceae, quando as inflorescências estão prontas para a polinização, elas repentinamente se tornam aquecidas. No filodendro, *Philodendron scandens* (b), por exemplo, a temperatura chega a até 46°C, mesmo quando a temperatura do ar ao redor está tão baixa como 4°C. O aquecimento ocorre devido à oxidação de grandes quantidades de alimento armazenado pela planta, principalmente lipídios, algumas vezes consumindo em um único dia cerca de um quarto do peso do espádice. Os filodendros são polinizados por besouros, que se agregam em grande número nas inflorescências, ao anoitecer, fartando-se de pólen e partes florais e acasalando-se. Os besouros deixam as inflorescências pela manhã, carregados de pólen, que carregarão até a próxima inflorescência, que será visitada na próxima noite. Durante o processo de produção de calor, as inflorescências de *Philodendron* e outras Araceae ficam bastante intumescidas, aparentemente devido ao aumento da atividade metabólica. Fato interessante é que a substância que promove a reação de aquecimento parece ser o ácido salicílico, o ingrediente ativo da aspirina, que foi primeiramente encontrado na casca do chorão (*Salix*).

Esta característica pouco usual desenvolveu-se, em parte, porque as moscas que visitam as inflorescências de muitas Araceae são normalmente atraídas por matéria orgânica em decomposição, como carcaças ou fezes animais, que se tornam aquecidas durante este processo. O calor promove a dispersão de substâncias malcheirosas, como aminas e indóis. Algumas Araceae têm vantagens adicionais, pelo calor produzido. Por exemplo, *Symplocarpus foetidus* (d), que ocorre no nordeste

*N.T.: Antúrios (*Anthurium*) possuem flores hermafroditas.

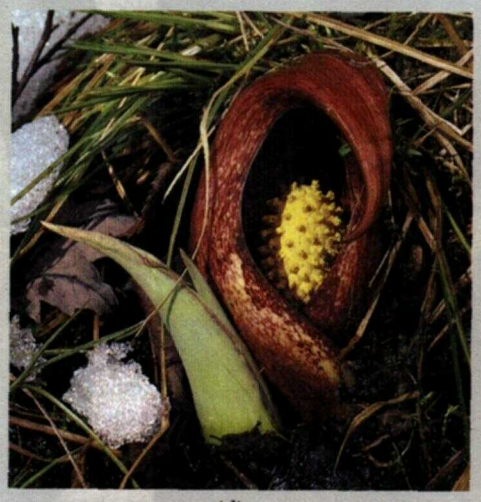
(a)

(b)

(a) Monstera deliciosa, *um membro tropical e comumente cultivado das Araceae. Esta planta é nativa das florestas da América Central; o gênero se distribui amplamente através da América tropical.* (b) *Filodendro* (Philodendron scandens), *amplamente distribuído nas terras baixas da América Latina.*

dos Estados Unidos e áreas adjacentes do Canadá, floresce no fim do inverno, quando as temperaturas estão freqüentemente abaixo de zero (ver também Fig. 6.2). As inflorescências tornam-se 20 a 25°C quentes que o ar circundante, e conseqüentemente crescem através da neve que freqüentemente cobre o solo; esta espécie é polinizada principalmente por moscas, enquanto *Lysichiton americanum* (c) é polinizada principalmente por pequenos besouros (Staphylinidae).

Dentre as mais impressionantes Araceae, temos *Amorphophallus titanum* (e), que possui uma inflorescência que alcança até 2,5 metros; esta planta ocorre nas florestas úmidas da Sumatra. A inflorescência, que dura de três a quatro dias, tem uma espata verde-purpúrea e um espádice amarelo-avermelhado. É dito que o odor desta planta lembra peixe podre com acúcar queimado, e é tão poderoso que algumas pessoas dizem ter desmaiado após sua inalação. *Amorphophallus titanum* é polinizado por grandes besouros.



(d)

(c)

(e)

(c) Lysichiton americanum. (d) Symplocarpus foetidus. (e) Amorphophallus titanum

(a)

(b)

19.17
Vanilla, *uma orquídea que é fonte do aromatizante baunilha. Originalmente utilizada pelos astecas, no México,* Vanilla *é agora cultivada principalmente em Madagáscar e outras ilhas no Oceano Índico, e em várias partes do Velho Mundo. A baunilha é extraída dos frutos secos e fermentados desta orquídea. O chocolate é uma mistura de cacau e baunilha. O aromatizante sintético de baunilha (vanilina) é agora usado como fonte de cerca de 95% de toda a baunilha consumida.* (a) *Flores de Vanilla* planifolia. (b) *Polinização manual de plantas de* Vanilla *no México; este procedimento é utilizado mesmo em plantas selvagens, para garantir uma boa colheita de frutos dos quais a baunilha é extraída.*

Outro desenvolvimento evolutivo importante foi o aparecimento da flor hermafrodita. A presença de carpelos e estames em uma única flor (em contraste com os cones microsporangiados e megasporangiados separados, das coníferas atuais) oferece uma vantagem seletiva por tornar cada visita do polinizador mais efetiva. O polinizador pode deixar e levar pólen a cada visita.

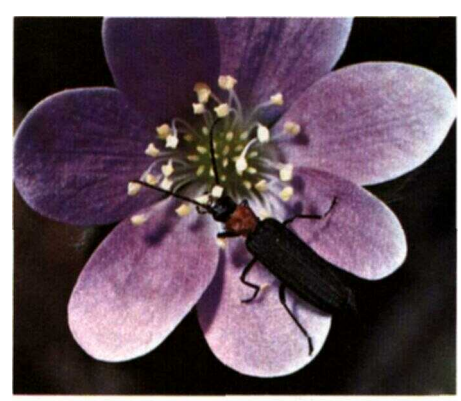
No início do Período Terciário, de 40 a 60 milhões de anos atrás, grupos especializados de insetos visitantes de flores, como abelhas e borboletas, os quais vinham evoluindo com as angiospermas por cerca de 50 milhões de anos até aquele ponto, se tornaram ainda mais abundantes e diversos. O progressivo aumento da diversidade das angiospermas está diretamente relacionado com a origem e a diversificação destes grupos de insetos. Também, os insetos influenciaram profundamente o curso da evolução das angiospermas e contribuíram grandemente com sua diversificação.

Se uma certa espécie de planta é polinizada por apenas um ou poucos tipos de visitantes, a seleção favorece a especialização relacionada às características destes visitantes. Muitas das modificações que se desenvolveram nas flores foram adaptações especiais, que promoveram a constância de um tipo de visitante a um tipo particular de flor. Algumas das modificações especiais das flores que surgiram durante o curso de sua evolução, em resposta a polinizadores específicos, serão descritas nas páginas seguintes.

Flores Polinizadas por Besouros

Muitas espécies atuais de angiospermas são polinizadas somente, ou principalmente por besouros (Fig. 19.18; ver também Polinização na Família dos Antúrios, adiante). As flores das plantas polinizadas por besouros são grandes e solitárias, como as de magnólia, alguns lírios e roseiras selvagens, ou então, pequenas e agregadas em inflorescências, como as Araceae e alguns membros da família da erva-doce, Apiaceae (ver Fig. 19.1a). Membros de cerca de 16 famílias de besouros são visitantes freqüentes de flores, embora, como regra, estes besouros se alimentem basicamente de outros recursos como seiva, frutos, fezes e cadáveres. Nos besouros, o olfato é muito mais desenvolvido que a visão, e as flores polinizadas por besouros são geralmente brancas e opacas, mas com forte odor. Os odores são geralmente de frutas ou odores

19.18
Besouros visitantes de flores. (a) *Um besouro que se alimenta de pólen,* Ascleria ruficornis, *sobre a flor aberta cupuliforme de* Hepatica americana, *nas floresta do leste da América do Norte. Todas as espécies desta família (Oedemeridae) são consumidores obrigatórios de pólen quando adultos. Um besouro escarabídeo,* Eupoecila australasiae, *visitando as flores de* Angophora woodsiana, *próximo a Brisbane, Austrália. Estes besouros têm peças bucais membranosas usadas para retirar néctar.*



(a)

(b)

19.19
As flores malcheirosas e freqüentemente escuras de muitos membros da família Asclepiadaceae, como desta planta suculenta africana, Stapelia schinzii, *são polinizadas por moscas, como as Araceae (ver anteriormente).*

desagradáveis de fermentação, e deste modo distintos dos odores adocicados das flores polinizadas por abelhas, mariposas e borboletas. Algumas flores polinizadas por besouros produzem néctar; em outras, os besouros alimentam-se diretamente de pétalas ou de corpos alimentícios especializados (grupos de células na superfície de várias partes florais), bem como de pólen. Muitas plantas polinizadas por besouros têm ovário ínfero, com os óvulos protegidos nos tecidos florais, fora do alcance das mandíbulas dos besouros, de que dependem para sua polinização.

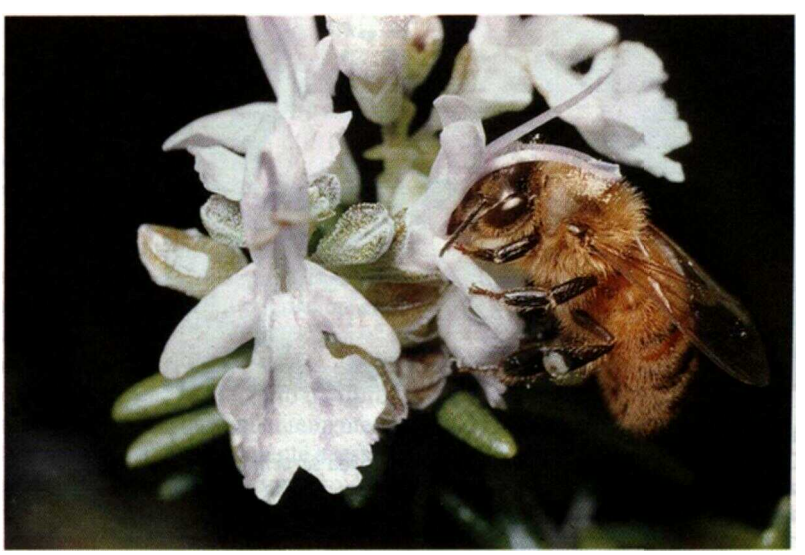
Flores Polinizadas por Abelhas, Vespas e Moscas

Abelhas formam o grupo mais importante de visitantes florais, sendo responsáveis pela polinização de mais espécies de plantas que qualquer outro grupo animal. As famílias modernas de abelhas existem há pelo menos 80 milhões de anos e diversificaram-se juntamente com a irradiação evolutiva das angiospermas. Fêmeas e machos alimentam-se de néctar, e as fêmeas também coletam pólen para alimentar as larvas. As abelhas têm peças bucais, pêlos e outros apêndices com adaptações especiais, que as tornam capazes de coletar e transportar pólen e néctar (Fig. 19.20). Como Karl von Frisch e outros pesquisadores do comportamento dos insetos demonstraram, as abelhas aprendem rapidamente a reconhecer cores, odores e silhuetas. A porção do espectro luminoso que é visível para a maioria dos insetos, incluindo as abelhas, é algo diferente do visível para os humanos. Ao contrário dos homens, as abelhas percebem o ultravioleta como uma cor distinta, mas não o vermelho, que tende a se confundir com o fundo da paisagem.

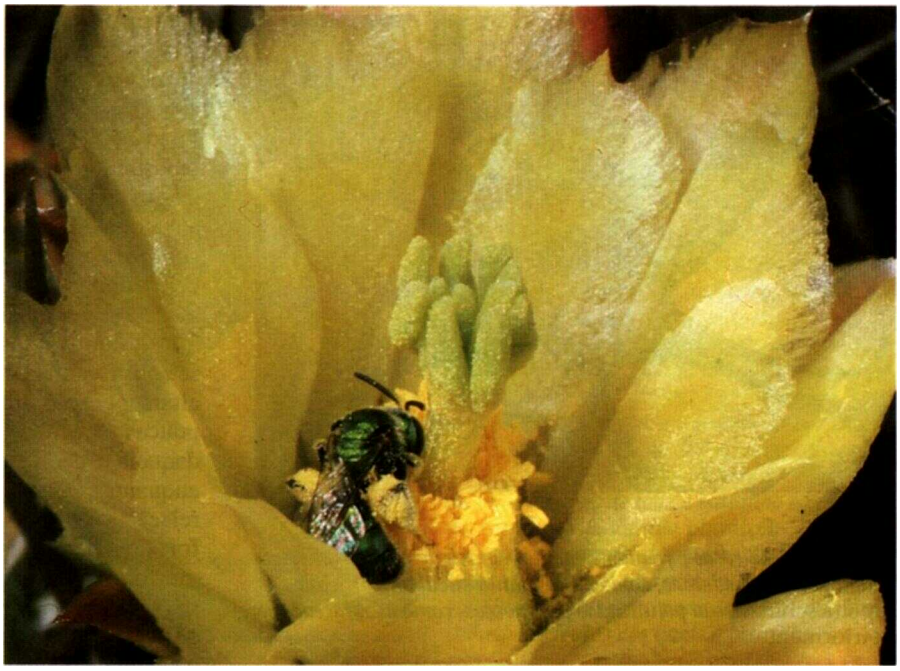
Muitos tipos de abelhas, especialmente as solitárias, que se constituem na maioria das espécies do grupo (Fig. 19.21), são altamente constantes em suas visitas às flores, visitando uma ou poucas espécies de plantas. Tal constância aumenta a eficiência daquela espécie de abelha, ou de cada abelha individualmente, enquanto ela está visitando determinada espécie de planta. Em relação a esta especialização, espécies de abelhas com hábitos de forrageamento restritos freqüentemente possuem adaptações morfológicas e fisiológicas conspícuas, como cerdas grossas em seu aparato coletor de pólen (se a abelha visita plantas com grãos de pólen grandes) ou peças bucais alongadas (se a abelha apanha o néctar de plantas com flores tubulosas). Quando elas são constantes a este ponto, as abelhas exercem uma poderosa pressão evolutiva para a especialização das plantas que visitam. Existem cerca de 20.000 espécies de abelhas, a grande maioria das quais visita flores para obtenção de alimento.

As flores que co-evoluíram com abelhas* têm pétalas vistosas e de colorido brilhante, normalmente azuis ou amarelas. Elas freqüentemente apresentam um padrão distintivo, pelo qual as abelhas podem reconhecê-las. Tais padrões podem incluir "guias de néctar", marcações especiais que indicam a localização do néctar (Fig. 19.22). As flores melitófilas nunca são puramente vermelhas, e, conforme revelaram técnicas fotográficas especiais, elas freqüentemente têm padrões especiais, invisíveis aos olhos humanos (Fig. 19.23).

*N.T.: Flores melitófilas, isto é, com características morfofisiológicas próprias para a atração das abelhas.



19.20
As abelhas tornaram-se tão altamente especializadas quanto as flores com as quais elas co-evoluíram. Suas partes bucais fundiram-se em um tubo sugador que contém uma língua. O primeiro segmento de cada um dos três pares de pernas tem cerdas em sua superfície interna. As cerdas do primeiro e segundo pares de pernas são escovas, que recolhem o pólen aderido ao corpo da abelha. No terceiro par de pernas, as cerdas formam um pente que coleta pólen das escovas e do abdômen. Do pente, o pólen é conduzido a uma estrutura côncava e margeada por pêlos no segmento superior do terceiro par de pernas. Aqui é mostrada uma abelha européia (Apis mellifera) *forrageando em uma flor de* Rosmarinus officinalis. *Nesta flor os estames e estigma formam um arco por fora do tubo floral, e ambos entram em contato com o dorso piloso de qualquer abelha visitante que tenha o tamanho adequado; aqui se podem ver as anteras depositando pólen de cor branca sobre a abelha.*



19.21
Uma abelha da família Halictidae, recolhendo pólen dos estames de uma flor de cactos (Echinocereus) *em Baja California, México. As estruturas mais altas no centro da flor são os estigmas.*

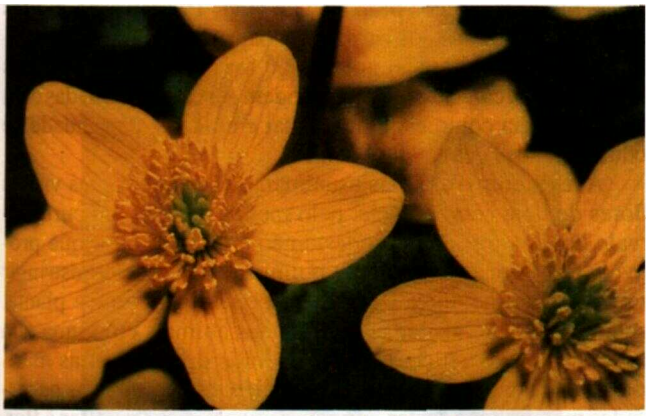
19.22
Guias de néctar nas flores de Digitalis purpurea *servem como sinais distintivos para os insetos visitantes. O lábio inferior da corola serve de plataforma de pouso, do tipo que é comumente encontrada nas plantas polinizadas por abelhas.*

Flores melitófilas possuem os nectários situados na base do tubo da corola, onde se tornam acessíveis apenas a órgãos especializados como as peças bucais das abelhas, e não, por exemplo, ao aparelho mastigador dos besouros. Estas flores possuem caracteristicamente uma "plataforma de pouso" de algum tipo (ver Figs. 19.15 e 19.22).

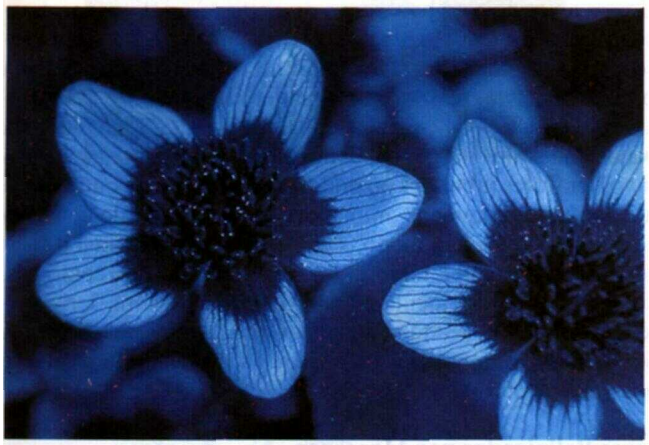
As mamangavas estão entre os visitantes florais mais comuns na zona temperada do Hemisfério Norte (Fig. 19.24). Elas são abelhas sociais, e vivem em colônias. As rainhas (fêmeas reprodutoras) hibernam, e quando emergem, na primavera, desovam para estabelecer uma nova colônia. As mamangavas não podem voar até que os seus músculos das asas atinjam uma temperatura de 32°C; para manter esta temperatura, elas devem forragear constantemente em flores com abundante suprimento de néctar. Muitas plantas das partes mais frias da América do Norte e Eurásia são regularmente polinizadas por mamangavas em toda a área de sua distribuição geográfica.

Algumas das flores mais evolutivamente avançadas, em particular as orquídeas, desenvolveram passagens e armadilhas complexas, que forçam as abelhas que as visitam a seguir uma determinada rota por fora e por dentro da flor. Isto assegura que anteras e estigma entrem em contato com o corpo do animal em pontos e seqüências próprios (ver Fig. 19.20).

Uma estratégia de polinização ainda mais bizarra foi adotada por orquídeas do gênero *Ophrys*. A flor parece com uma fêmea de abelha, vespa ou mosca (Fig. 19.25). Os machos destes insetos emergem no início da primavera antes das fêmeas. As orquídeas, do mesmo modo, florescem no início da primavera, e os insetos machos tentam copular com as flores da orquídea. Durante esta visita "sexual", uma polínia pode ser depositada no corpo do inseto; quando ele visita outra flor da mesma espécie, a polínia é capturada por ranhuras no estigma, executando deste modo a polinização daquela flor.

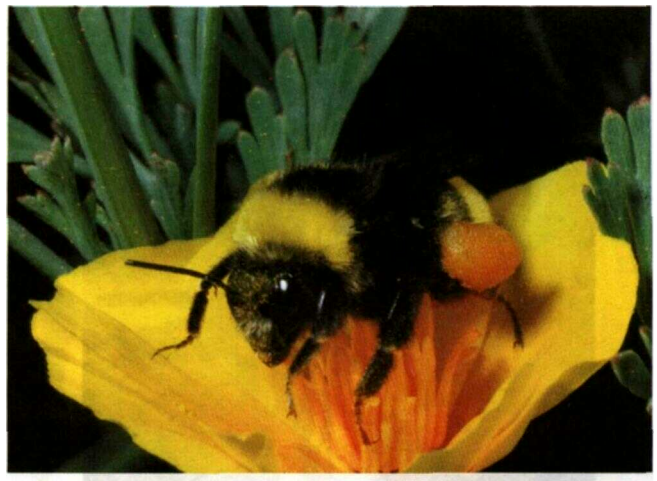


(a)



(b)

19.23
A percepção de cores pelos insetos é diferente daquela dos seres humanos. Para uma abelha, por exemplo, luz ultravioleta (invisível para os humanos) é percebida como uma cor distinta. Estas fotografias mostram flores de Caltha palustris (a) *em luz natural, mostrando a cor amarela aparente aos humanos, e em* (b) *sob luz ultravioleta. As partes da flor que aparecem claras em* (b) *refletem amarelo e ultravioleta, que se combinam para formar uma cor chamada de "púrpura de abelha", enquanto as partes escuras da flor absorvem o ultravioleta e, portanto, aparecem amarelas quando vistas por uma abelha. (Ver também a página 398.)*



(a)

(b)

19.24
Mamangavas (Bombus). *Estas abelhas sociais são importantes polinizadores de muitos gêneros de plantas nas partes de clima mais frio do Hemisfério Norte, e foram introduzidas em regiões onde não eram nativas a fim de polinizarem plantas como o trevo branco* (Trifolium repens). (a) *Uma mamangava recolhendo pólen de uma flor de* Eschscholzia californica. (b) *Parte do ninho subterrâneo de uma mamangava, mostrando as células onde as larvas completam seu desenvolvimento. As abelhas abastecem estas células com pólen e néctar regurgitado, obtido das flores. Embora uma colônia de mamangavas possa visitar uma grande variedade de flores durante uma estação, um indivíduo freqüentemente visita apenas flores de um tipo em uma viagem para fora do ninho.*

Um grupo adicional de flores com características diferentes é polinizado por moscas de vários tipos, e também por mosquitos. Estes insetos alimentam-se de néctar, mas não recolhem pólen ou armazenam alimento para suas larvas. Exemplos de flores polinizadas por mosquitos e moscas são mostrados nas Figs. 19.19 e 19.26.

Flores Polinizadas por Mariposas e Borboletas

Flores que co-evoluíram com borboletas e mariposas diurnas (aquelas que são ativas durante o dia, e não à noite) são similares em muitos aspectos àquelas polinizadas por abelhas; principalmente porque borboletas, mariposas e abelhas são atraídas pelas flores por uma combinação de visão e odores (Fig. 19.27). Algumas espécies de borboletas, entretanto, são capazes de perceber o vermelho como uma cor distinta, e algumas flores polinizadas por borboletas são cor de laranja ou vermelhas.

A maioria das mariposas é noturna, e a típica flor polinizada por mariposas, como por exemplo em diversas espécies de tabaco (*Nicotiana*), é branca ou de cor pálida, tendo um forte aroma usualmente adocicado, emitido geralmente após o pôr-do-sol. Flores polinizadas por mariposas incluem espécies de *Oenothera* (família do brinco-de-princesa, Onagraceae; ver Fig. 8.14b) e o amarílis cor-de-rosa (*Amaryllis belladonna*).

O nectário de flores polinizadas por mariposas e borboletas está freqüentemente localizado na base do longo tubo floral, sendo usualmente acessível somente às longas probóscides sugadoras destes insetos. As grandes mariposas usualmente não entram nas flores, como as abelhas, mas pairam à frente delas, inserindo a probóscide no tubo floral. Em conseqüência, estas flo-

19.25
A flor da orquídea Ophrys speculum *semelhante a uma abelha atrai abelhas-macho, que são tão enganadas pela semelhança com abelhas-fêmea que tentam copular com a flor. Fazendo isto, elas freqüentemente carregam uma polínia, que podem transferir para outra flor da mesma espécie. Esta orquídea foi fotografada na Sardenha.*

res não possuem plataformas de pouso, armadilhas e outras estruturas elaboradas vistas nas flores polinizadas por abelhas. Muitas relações flor-mariposas, envolvendo pequenas mariposas, que não requerem tanta energia quanto as grandes mariposas, também envolvem flores menores com tubos mais curtos. Uma das relações mais especializadas pode ser vista na Fig. 19.28.

Flores Polinizadas por Aves

Algumas aves visitam flores regularmente, para alimentarem-se de néctar, partes florais e insetos; muitas destas aves atuam como polinizadores. Nas Américas do Norte e do Sul, os principais polinizadores entre as aves são os beija-flores (Fig. 19.29); em outras partes do mundo, flores são regularmente visitadas por representantes de outras famílias especializadas de aves (Fig. 19.30).

Flores polinizadas por aves* geralmente têm néctar abundante e pouco viscoso (algumas flores chegam realmente a gotejar néctar, quando o pólen está maduro), mas freqüentemente pouco ou nenhum odor, já que o olfato é pouco desenvolvido nas aves. As aves entretanto possuem uma aguda percepção das cores, parecida com a nossa; não é de estranhar, portanto, que as flores ornitófilas sejam bastante coloridas, geralmente amarelas ou vermelhas (ver Fig. 19.14b). Flores ornitófilas incluem brincos-de-princesa, maracujás, hibiscos e bicos-de-papagaio (Fig. 19.31b, c), e muitos membros das famílias dos cactos, das bananeiras e orquídeas. Tipicamente, estas flores são grandes ou formam parte de grandes inflorescências, características que podem ser correlacionadas com sua importância como estímulo visual e com sua capacidade de produzir grandes quantidades de néctar.

Aves e outros animais usualmente restringem suas visitas a flores de uma certa espécie, pelo menos durante um curto intervalo de tempo. Entretanto, este não é o único fator que promove a polinização cruzada. O polinizador não deve restringir suas visitas a uma única flor, ou a flores de uma única planta. Quando flores são visitadas por grandes animais com uma alta taxa de gasto energético, como aves, morcegos ou certas mariposas, a flor deve produzir néctar suficiente para suprir as necessidades metabólicas destes animais e encorajá-los a voltar à flor. Por outro lado, se um suprimento abundante de néctar é disponível para animais com baixa taxa de gasto energético, como pequenas abelhas, por exemplo, estes visitantes tendem a permanecer em uma única flor, e quando satisfeitos não se movem para flores de outras plantas, onde promoveriam a polinização cruzada. Conseqüentemente, plantas polinizadas por animais com alta taxa de consumo energético, como os beija-flores, tendem a desenvolver flores tubulares ou onde o néctar esteja de outra forma indisponível a pequenos animais com baixa taxa de consumo energético. Do mesmo modo, a cor vermelha é um sinal para as aves, mas não para a maioria dos insetos. As aves, como nós, não respondem fortemente a sinais de odor. Assim, flores vermelhas, sem odor, sendo inconspícuas para os insetos, tendem a não atraí-los, uma adaptação vantajosa em vista da produção copiosa de néctar por estas flores.

Flores Polinizadas por Morcegos

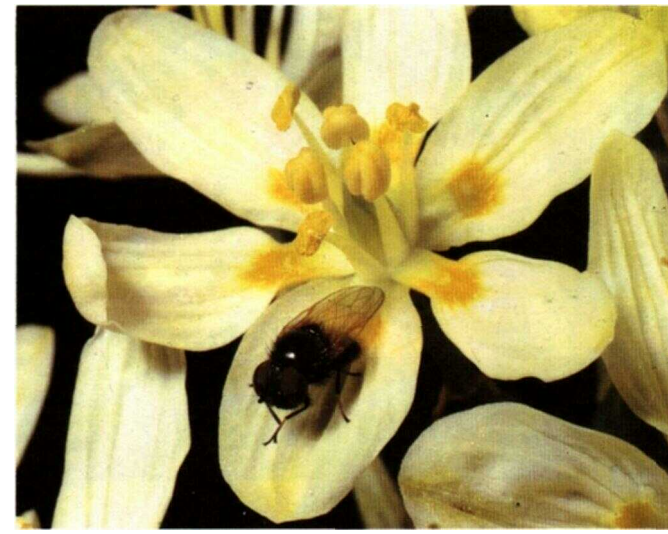
Morcegos visitantes de flores são encontrados nas regiões tropicais do Velho e Novo Mundo, e mais de 250 espécies, cerca de um quarto das espécies de morcegos, incluem néctar, frutos ou pólen em suas dietas. Estas espécies de morcego, que obtêm toda ou a maior parte de sua alimentação das flores, possuem focinhos alongados e línguas longas e extensíveis, algumas vezes com a ponta com uma espécie de escova; seus dentes frontais são reduzidos ou ausentes.

Flores polinizadas por morcegos* são semelhantes em muitos aspectos às polinizadas por aves, sendo grandes e fortes, e produzem néctar abundante (Fig. 19.32). Como os morcegos se alimentam à noite, as flores quiropterófilas são fracamente coloridas, e muitas delas abrem somente à noite. Muitas destas flores são tubulares, ou estruturalmente modificadas para proteger seu néctar de outras maneiras. Algumas flores polinizadas por morcegos, e frutos que são regularmente dispersos por morcegos, são pendentes por longos pedúnculos abaixo da folhagem, onde os morcegos podem voar mais facilmente; outras flores são fixas aos troncos das árvores. Os morcegos são atraídos às flores em grande parte pelo seu olfato; flores quiropterófilas têm caracteristicamente um forte odor de fermentação ou de frutas, ou o cheiro azedo igual ao produzido pelos morcegos para atração de outros indivíduos. Morcegos voam de uma árvore à outra comendo pólen ou outros produtos florais, transportando pólen de uma flor à outra em sua pelagem. Pelo menos 130 gêneros de angiospermas são polinizados ou têm seus frutos e semente dispersos por morcegos. Entre as plantas

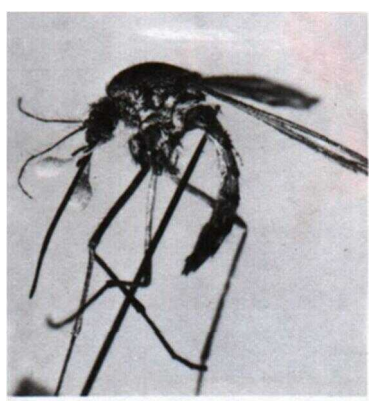
*N.T.: Flores ornitófilas. Possuem características próprias para a atração de aves.

*N.T.: Flores quiropterófilas.

(a)

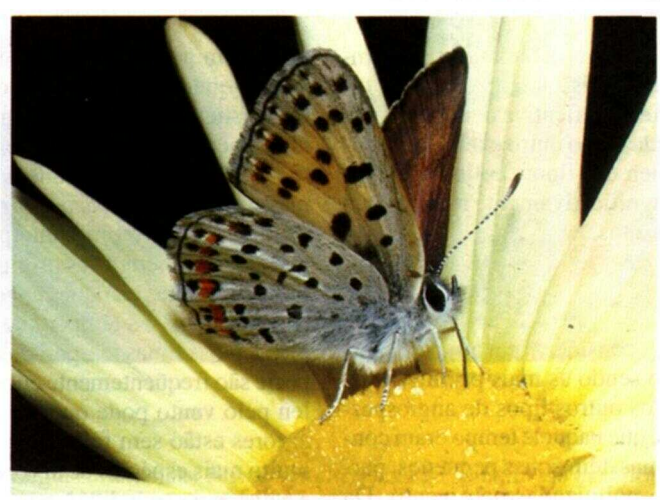


(c)



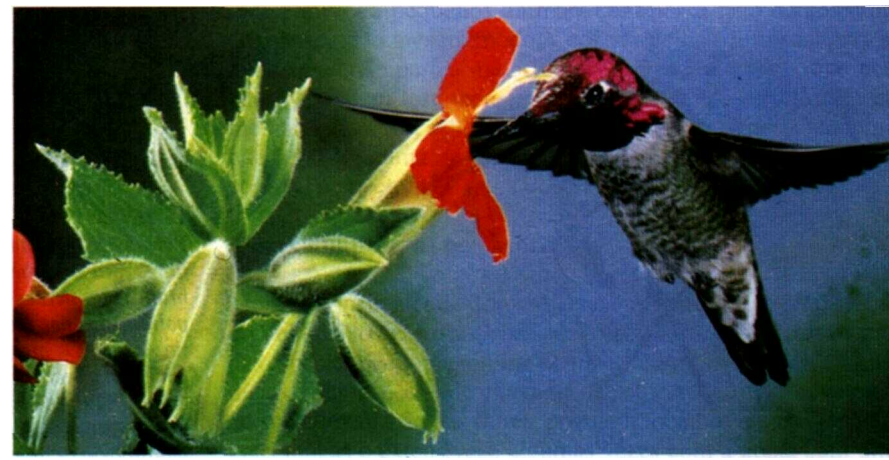
(b)

19.26
Polinização por mosquitos e moscas. (a) *Algumas orquídeas com flores muito pequenas, como* Habenaria elegans, *cujas flores são brancas ou verdes e relativamente inconspícuas, são visitadas e polinizadas por mosquitos na região temperada do Hemisfério Norte e no Ártico. Os mosquitos obtêm néctar das flores.* (b) *Um mosquito-fêmea do gênero* Aedes *com uma polínia de orquídea grudada na cabeça. Outras orquídeas de flores pequenas, como no gênero* Spiranthes, *são polinizadas por abelhas.* (c) *Uma mosca sobre a flor de um lírio* (Zigadenus fremontii). *Note os nectários amarelos.*



19.27
Uma borboleta (Lycaena gorgon) *sugando néctar das flores de uma margarida. As peças bucais alongadas (probóscides) de borboletas e mariposas são enroladas em repouso e estendidas durante a alimentação. As probóscides variam em tamanho de espécie para espécie: apenas poucos milímetros nas menores mariposas, 1 a 2 centímetros de comprimento em muitas borboletas, de 2 a 8 centímetros em mariposas da zona temperada do Hemisfério Norte ou até 25 centímetros de comprimento em alguns tipos de mariposas tropicais.*

19.28
A mariposa Tegeticula yucasella *em uma flor de* Yucca *(família Agavaceae). A mariposa-fêmea visita as flores creme durante a noite e recolhe o pólen, que é empacotado em forma de uma pequena bola; esta bola é transportada em suas peças bucais especializadas para outra flor. Na segunda flor, a mariposa perfura a parede do ovário com seu ovopositor e deposita seus ovos entre os óvulos. Depois, a mariposa deposita a massa de pólen nas aberturas do estigma. As larvas da mariposa e as sementes desenvolvem-se simultaneamente, sendo que as larvas se alimentam das sementes em desenvolvimento. Quando as larvas estão plenamente desenvolvidas, elas roem a parede do ovário e caem no solo, onde pupam até a próxima florada das* Yucca. *É estimado que apenas 20% das sementes sejam predadas.*



19.29
Uma fêmea do beija-flor Calypte anna, *visitando uma flor de* Mimulus cardinalis *no sul da Califórnia. Note o pólen na fronte do animal, a qual está em contato com o estigma da flor.*

polinizadas por morcegos existem algumas economicamente importantes, como bananeiras, mangueiras e sisal.

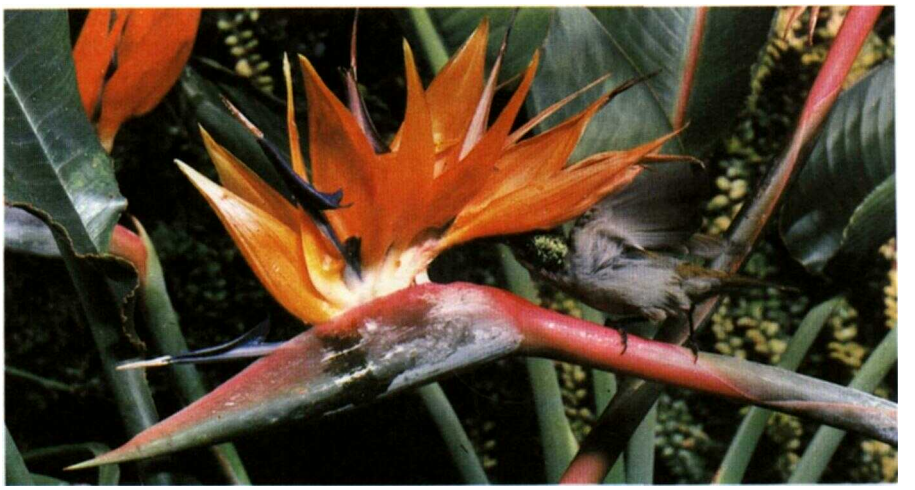
Muitos morcegos obtêm parte significativa de sua dieta de proteínas do pólen consumido. Ainda como outro exemplo de coevolução, foi constatado que o pólen das flores polinizadas por morcegos possui níveis protéicos significativamente maiores que polens de flores polinizadas por insetos.

Flores Polinizadas pelo Vento

Há cerca de um século, os botânicos consideravam as angiospermas polinizadas pelo vento* como sendo as mais primitivas da divisão; eles pensavam que todos os outros tipos de angiospermas derivaram destas. As coníferas, que naquele tempo eram consideradas ancestrais das angiospermas, têm cones pequenos, pardos, sem odor, unissexuais, e são polinizadas pelo vento. Da mesma maneira, os vários exemplos de angiospermas anemófilas, têm flores de cor pálida, são relativamente inodoras e não produzem néctar; as pétalas são pequenas ou ausentes, e os sexos, freqüentemente separados. Entretanto, estudos de outras características destas plantas anemófilas, em particular de seu lenho especializado, convenceram a maioria dos botânicos de que todas as angiospermas anemófilas não evoluíram das coníferas, mas de angiospermas polinizadas por insetos.

De acordo com a interpretação atual das evidências, as angiospermas anemófilas originaram-se independentemente a partir de diferentes estoques ancestrais. Elas estão melhor representadas nas regiões temperadas e são relativamente raras nos trópicos. Nos climas temperados, muitas árvores de uma mesma espécie são freqüentemente encontradas juntas, e a dispersão do pólen pelo vento pode ocorrer no início da primavera, quando as árvores estão sem folhas. Nas regiões tropicais, por outro lado, muito mais espécies de árvores são encontradas numa dada área, e a distância ao indivíduo mais próximo da mesma espécie pode ser muito grande. Além disso, em muitas comunidades tropicais as árvores são sempre verdes, e a dispersão do pólen pelo vento é mais difícil que em florestas temperadas decíduas. Sob estas circunstâncias, é mais eficiente a polinização por insetos e outros animais que tenham a habilidade de procurar indivíduos da

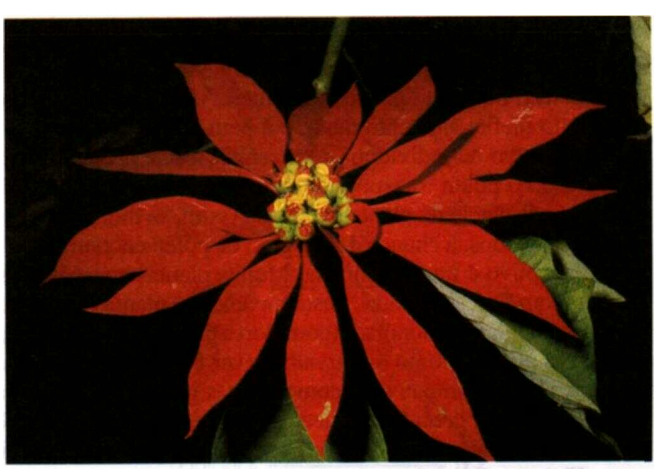
*N.T.: Anemófilas. Com características que permitem que a polinização seja efetuada por correntes de ar.



19.30
Um indivíduo de Anthreptes collarii *(sunbird), alimentando-se em uma flor de ave-do-paraíso* (Strelitzia reginae), *na África do Sul.*

(a)

(b)



(c)

19.31
Exemplos de flores ornitófilas. (a) Aquilegia canadensis. *Segmentos alternados do perianto são modificados em tubos de néctar. Os beija-flores visitam estas flores pendentes, retirando-lhes o néctar durante o vôo; o néctar destas flores é inacessível para a maioria dos animais.* (b) *e* (c) *Bico-de-papagaio* (Euphorbia pulcherrima). *Nesta planta familiar, nativa do México, as flores são pequenas, esverdeadas e agrupadas, mas cada grupo* possui um grande nectário amarelo, que produz néctar em abundância. Formigas são vistas alimentando-se de néctar em* (b). *Folhas modificadas, de cor vermelho-brilhante, atraem os beija-flores para os grupos de flores.*

*N.T.: Cada grupo é uma inflorescência, do tipo ciátio, típica do gênero *Euphorbia.*

19.32
Ao colocar sua cabeça na corola tubular deste cacto-barril (Stenocereus thurberi), *este morcego,* Leptonycteris curasoae, *lambe o néctar com sua língua áspera. Parte do pólen, agarrado à sua face e pescoço, é transferido à próxima flor visitada. Esta espécie de morcego, uma das mais especializadas em alimentar-se de néctar, migra no fim da primavera e início do verão, do sul e centro do México até os desertos do sul dos Estados Unidos. Ali ele se alimenta de néctar e pólen dos cactos-barril e "saguaro", e de flores de Agave.*

mesma espécie de planta, algumas vezes a grandes distâncias (20 quilômetros ou mais, em alguns casos).

Não dependendo de animais para o transporte de pólen, as angiospermas anemófilas não despendem energia na produção de recompensas nutritivas para os visitantes. A polinização pelo vento é muito ineficiente, entretanto, e é bem-sucedida apenas onde grande número de indivíduos da mesma espécie cresçam juntos. Quase todo o pólen transportado pelo vento cai no solo até 100 metros de distância da planta parental. Assim, se indivíduos estão muito espalhados, a chance de um grão de pólen encontrar um estigma receptivo é muito pequena. Muitas plantas anemófilas são dióicas (com flores pistiladas e estaminadas em plantas diferentes), como os salgueiros; monóicas (com flores pistiladas e estaminadas na mesma planta), como os carvalhos (ver Fig. 18.10); ou geneticamente auto-incompatíveis, como muitas gramíneas. Embora o pólen se mova de certa forma aleatoriamente, essas plantas desenvolveram mecanismos que favorecem um alto grau de alogamia.

Flores polinizadas pelo vento usualmente têm estames bastante expostos, que podem facilmente liberar o pólen para o vento. Algumas vezes as anteras estão suspensas por longos filetes (Figs. 19.33 e 19.34). Os grãos de pólen abundantes, que são geralmente lisos e pequenos, não aderem uns aos outros, como acontece com os grãos de plantas polinizadas por insetos. Os grandes estigmas estão caracteristicamente expostos e freqüentemente possuem ramificações ou projeções epidérmicas plumosas, adaptadas para a interceptação de grãos de pólen transportados pelo vento. A maioria das plantas anemófilas tem ovários com um único óvulo (e assim frutos com uma semente) porque cada evento de polinização consiste no encontro de um grão de pólen com um estigma, levando à fertilização de um óvulo por flor. Deste modo, cada flor de carvalho produz apenas uma bolota, e cada flor do milho produz um único grão. Entretanto, plantas com flores muito pequenas tendem a ter, em compensação, inflorescências múltiplas (Figs. 19.33 a 19.35).

Flores Polinizadas pela Água

Muito poucas angiospermas, cerca de 79 famílias e 380 gêneros, são aquáticas e submersas, vivendo em ambientes marinhos ou de água doce. Em 18 destes gêneros, o pólen é transportado sobre a água ou flutua de uma planta a outra na superfície da água. Em algumas destas plantas, os grãos de pólen são filiformes, aumentando assim suas chances de entrar em contato com estigmas receptivos, ou então os grãos são encadeados entre si, surtindo o mesmo efeito (Fig. 19.36a). O pólen filiforme de alguns gêneros aquáticos tem a exina ausente. Em outros gêneros de plantas aquáticas submersas, o pólen é disperso através da superfície da água. Em Vallisneria, por exemplo, a flor estaminada inteira é liberada debaixo d'água e flutua até a superfície. Na superfície, os estames tornam-se eretos e funcionam como uma vela. Flutuando, a grande flor pistilada cria uma depressão na superfície da água (devido à tensão superficial), na qual as pequenas flores estaminadas "caem" (Fig. 19.36b).

Contrastando com estas plantas com sistemas de polinização muito especializados, que são claramente avançados em termos evolutivos, muitas angiospermas aquáticas são anemófilas ou polinizadas por insetos. Suas flores estão acima da superfície da água.

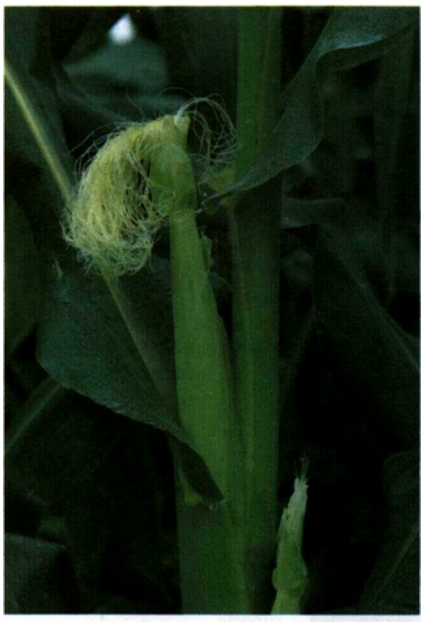
A COR DAS FLORES

A cor é uma das características mais conspícuas das flores das angiospermas, sendo, por isso, seus membros facilmente reconhecíveis. As variadas cores dos diferentes tipos de flores evoluíram relacionadas aos seus sistemas de polinização, e em geral são avisos para determinados tipos de animais, como já vimos.

Os pigmentos responsáveis pelas cores das flores das angiospermas são geralmente comuns em outras plantas vasculares. Da maneira como eles estão concentrados nas flores, particularmente nas corolas, tornam-se características especiais das angiospermas. Surpreendentemente, todas as cores florais são produzidas por um número pequeno de pigmentos. Muitas flores vermelhas, cor de laranja ou amarelas devem sua coloração a pigmentos carotenóides, semelhantes aos encontrados nas folhas (e em todas as plantas, em algas verdes, bem como em outros organismos). Os pigmentos mais importantes na cor das flores, entretanto, são **flavonóides**, compostos em que dois anéis de seis carbonos estão ligados por uma unidade de três carbonos. Os flavonóides provavelmente ocorrem em todas as angiospermas e são esporadicamente encontrados em membros de outros grupos. Nas folhas, os flavonóides barram a radiação ultravioleta, que danifica ácidos nucléicos e proteínas. Eles seletivamente admitem luz de cor azul e verde e também vermelha, que são importantes para a fotossíntese.

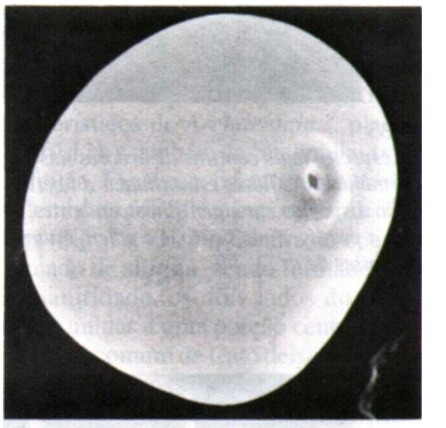
Pigmentos pertencentes à maior classe de flavonóides, as **antocianinas**, são os principais determinantes da cor das flores (Fig. 19.37). Muitos dos pigmentos vermelhos e azuis são antocianinas, que são hidrossolúveis e encontrados nos vacúolos. Ao contrário, os carotenóides são lipossolúveis e encontrados em plastídeos. A cor de um pigmento antocianínico depende da acidez encontrada no vacúolo; por exemplo, a cianidina é vermelha

(a)



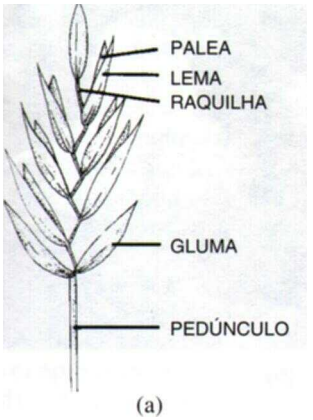
(b)

(c)

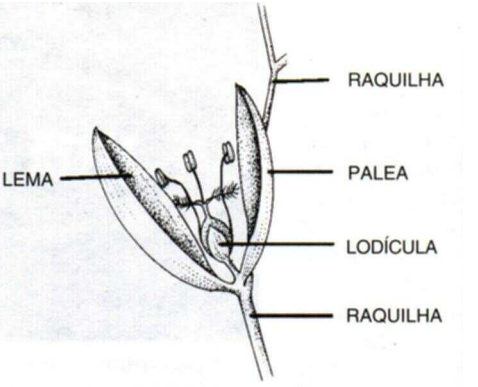


(d)

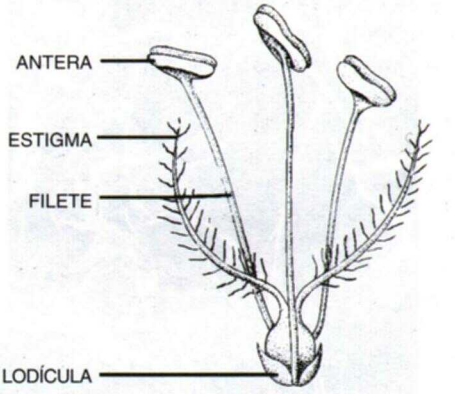
19. 33
Diferentemente da maioria das angiospermas, as gramíneas têm flores polinizadas pelo vento. O milho (Zea mays) *tem* (a) *inflorescências masculinas, no ápice dos ramos, e* (b) *inflorescências femininas, com longos estigmas (o "cabelo" da espiga de milho).* (c) *Gramíneas geralmente possuem grandes estigmas plumosos, que captam eficientemente o pólen carregado pelo vento, liberado pelas anteras pêndulas, como visto aqui numa planta do gênero* Agropyron. (d) *Fotomicrografia eletrônica de varredura de um grão de pólen de milho, mostrando a parede do pólen lisa e a abertura única, característica das monocotiledôneas.*



(a)



(b)



(c)

19.34
As flores das gramíneas desenvolvem-se em grupos (inflorescências).* (a) *Com a maturação da inflorescência, um par de brácteas paleáceas, as glumas, separam-se um pouco, expondo o restante da espigueta, que pode ter de uma a muitas floretas (dependendo da espécie) dispostas sobre um eixo central, a raquilha.* (b) *Cada floreta é composta de duas brácteas, a pálea e a lema, as quais se separam, expondo a flor* (c), *por ação das lodículas, estruturas situadas na base do ovário. Os estames, geralmente três, têm filetes longos e flexíveis e anteras compridas, e os estigmas são tipicamente longos e plumosos, sendo eficientes na interceptação de pólen transportado pelo vento.*

*N.T.: As unidades básicas de inflorescência nas gramíneas (Poaceae) são denominadas espiguetas.

19.35
As espécies mais comuns de árvores nas regiões temperadas são anemófilas. As flores estaminadas da bétula (Betula papyrifera) *estão dispostas em amentilhos pendentes. Estes amentilhos movem-se com a passagem do vento, e o pólen, quando maduro, é disperso pelas correntes de ar.*

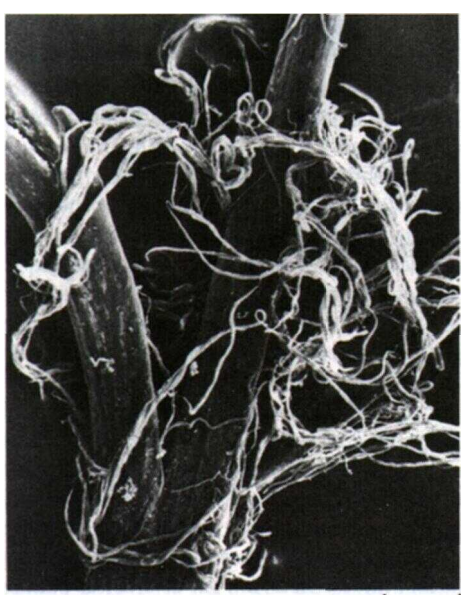
em meio ácido, violeta em meio neutro e azul em meio básico. Em algumas plantas as flores mudam de cor após a polinização, geralmente pela grande produção de antocianinas, tornando-se assim menos conspícuas aos insetos.

Os **flavonóis**, outro grupo de flavonóides, são comumente encontrados em folhas e também em muitas flores. Alguns destes compostos são incolores, mas podem contribuir para os matizes brancos ou marfim de certas flores.

Para todas as plantas com flores, diferentes misturas de flavonóides e carotenóides (bem como mudanças no pH celular) e diferenças em propriedades estruturais, e no caso reflexivas, das flores produzem suas cores características. As cores fortes das folhas no outono aparecem quando grandes quantidades de flavonóis incolores convertem-se em antocianinas, quando da destruição da clorofila. Nas flores inteiramente amarelas de *Caltha palustris*, a região externa, que reflete ultravioleta, possui carotenóides, enquanto a região interna, que absorve ultravioleta, é amarela aos nossos olhos pela presença de chalcona, um flavonóide. Para uma abelha, a porção externa da flor aparece como uma mistura de amarelo e ultravioleta, enquanto a parte interna aparece como amarelo puro (ver Fig. 19.23). A maior parte da reflexão ultravioleta nas flores está relacionada à presença de carotenóides; assim, os padrões de ultravioleta são mais comuns em flores amarelas.

Nos cactos, onze-horas, primaveras e outros membros da ordem Chenopodiales (Centrospermae), os pigmentos vermelhos não são antocianinas ou mesmo flavonóides, mas um grupo de compostos aromáticos mais complexos, as **betacianinas** (betalaínas). A cor das flores de *Bouganvillea* (primavera)* e da beter-

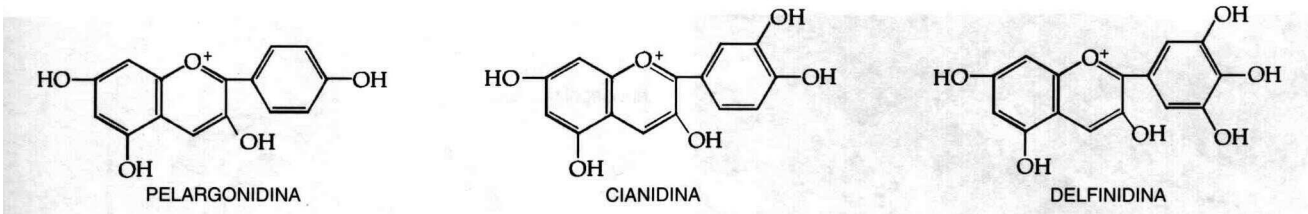
*N.T.: E principalmente as grandes brácteas vistosas.



(a)

(b)

19.36
Sistemas de polinização excepcionais em angiospermas submersas. (a) *Os estigmas bastante ramificados de* Amphibolis, *vistos aqui em microscopia eletrônica de varredura, capturaram muitos grãos de pólen filiformes, liberados por plantas masculinas desta espécie.* (b) *Pequenas flores estaminadas de* Vallisneria, *flutuando na depressão formada pela tensão superficial na película de água, ao redor da grande flor pistilada. Os grãos de pólen são visíveis na flor estaminada.*



19.37
Três pigmentos do tipo antocianina, o principal pigmento das flores das angiospermas. Pelargonidina (vermelho), cianidina (violeta) e delfinidina (azul). Compostos relacionados, conhecidos como flavonóis, são amarelos ou cor de marfim. Betacianinas (betalaínas) são pigmentos vermelhos que ocorrem em um grupo de dicotiledôneas. Misturas destes diferentes pigmentos, juntamente com mudanças no pH celular, produzem o amplo espectro de cores encontrado nas angiospermas. Mudanças na cor da flor são sinais aos polinizadores, "avisando-os" se a flor abriu-se recentemente, sendo assim mais capaz de fornecer-lhes alimento.

raba devem-se à presença de betalaínas. Não ocorrem antocianinas nestas plantas, e as famílias caracterizadas pela presença de betacianinas são bastante relacionadas entre si.

A Evolução dos Frutos

Do mesmo modo que as flores evoluíram em relação à polinização pelos diferentes tipos de animais e outros agentes, também os frutos evoluíram de várias maneiras em relação à sua dispersão. A dispersão dos frutos, como a polinização, é aspecto fundamental da irradiação adaptativa das angiospermas. Antes de abordarmos este assunto em mais detalhes, apresentaremos informações básicas sobre a estrutura do fruto.

Um fruto é um ovário maduro, podendo ou não incluir outras partes florais. Um fruto em que estas partes adicionais são retidas é conhecido como um **fruto acessório**. Embora os frutos usualmente possuam sementes em seu interior, **frutos partenocárpicos** podem desenvolver-se sem a formação das sementes. As bananas cultivadas são um exemplo comum desta condição excepcional.

Os frutos são classificados geralmente como simples, múltiplos ou agregados, dependendo da disposição dos carpelos dos quais os frutos se desenvolvem. **Frutos simples** desenvolvem-se de um único carpelo ou de vários carpelos unidos. **Frutos agregados**, como o das magnólias e morangos, desenvolvem-se a partir de carpelos separados provenientes de uma mesma flor. As partes distintas de um fruto agregado chamam-se frutículos (ver Fig. 19.11c). **Frutos múltiplos** consistem em gineceus de mais de uma flor. O abacaxi é um fruto múltiplo derivado de diferentes ovários de uma inflorescência, que se fundiram ao eixo portador das diversas flores.

Frutos simples apresentam a maior variedade entre os três tipos. Quando maduros, eles podem ser macios e carnosos ou secos e lenhosos. Existem três tipos principais de frutos carnosos: bagas, drupas e pomos. Nas **bagas**, como por exemplo tomates e uvas, pode existir um ou mais carpelos, cada um tipicamente com muitas sementes. A camada interna da parede do fruto é carnosa. Nas **drupas** podem existir também de um a muitos carpelos, mas cada carpelo usualmente contém apenas uma semente. A camada interna do fruto é bastante dura e aderente à semente. Pêssegos, cerejas e azeitonas são exemplos de drupas. Cocos são drupas nas quais a camada externa é fibrosa, e não carnosa; nas regiões temperadas as pessoas geralmente só conhecem a semente com a parte interna do fruto, dura e aderida à semente (Fig. 19.38). **Pomos** são frutos especializados, característicos de uma subfamília da família da roseira. O pomo é derivado de um ovário ínfero composto; sua parte carnosa deriva da porção inferior e bem desenvolvida do perianto. A porção interna, ou endocarpo, de um pomo é uma fina membrana, que você conhece nas maçãs e peras, os exemplos mais familiares de pomos.

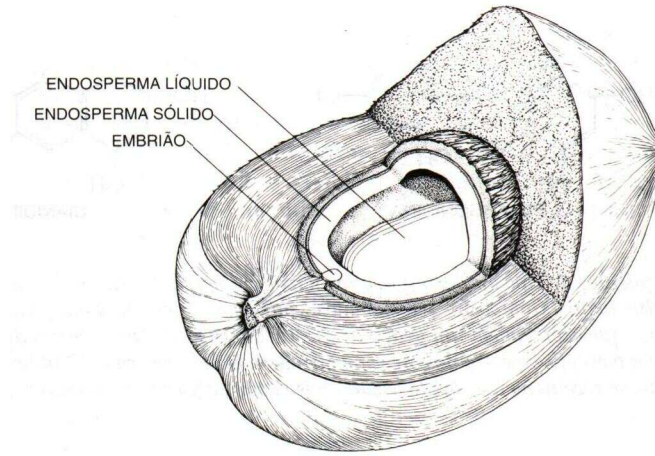
Frutos secos simples são classificados como deiscentes (Figs. 19.39 e 19.40) ou indeiscentes (Fig. 19.41). Em frutos **deiscentes**, os tecidos da parede do ovário maduro (pericarpo) abrem-se, liberando as sementes. Em frutos **indeiscentes**, ao contrário, as sementes permanecem no interior do fruto depois da liberação deste da planta-mãe.

Existem vários tipos de frutos deiscentes simples. O **folículo** é derivado de um carpelo único que se abre em um dos lados na maturidade, como na família Asclepiadaceae (Fig. 19.39a). Folículos são também característicos de *Archaeanthus*, planta extinta do Cretáceo (ver Fig. 19.12), e também das magnólias (ver Fig. 19.11c). Na família do feijão, Fabaceae, o fruto característico é um **legume**. Legumes lembram folículos, mas os primeiros abrem-se de ambos os lados (Fig. 19.40). Na família da couve, Brassicaceae, o fruto é chamado de **silíqua**, sendo formado por dois carpelos unidos. Na maturidade, os dois lados do fruto abrem-se, e as sementes ficam unidas a uma porção central persistente (Fig. 19.39c). O tipo mais comum de fruto deiscente simples é a **cápsula**, que é derivada de um ovário composto em plantas com ovário súpero ou ínfero. As cápsulas liberam suas sementes de várias maneiras. Na família da papoula (Papaveraceae) as sementes são liberadas quando a cápsula rompe-se longitudinalmente, mas em alguns membros da família elas são liberadas através de orifícios localizados no ápice da cápsula (Fig. 19.39b).

Frutos indeiscentes simples são encontrados em muitas famílias diferentes (Fig. 19.41). O mais comum é o **aquênio**, um pequeno fruto com apenas uma semente, que permanece presa ao fruto apenas pelo funículo. Aquênios são comuns na família Ranunculaceae e Polygonaceae. Aquênios alados, como os encontrados em freixos e olmos, são chamados **sâmaras** (Fig. 19.41). O fruto semelhante a um aquênio encontrado nas gramíneas (Poaceae) é conhecido como **cariopse** ou grão; neste fruto, a cobertura da semente está firmemente aderida à parede do fruto. Em Asteraceae, o fruto, semelhante a um aquênio e derivado de um ovário ínfero, é chamado de **cipsela** (Fig. 19.41b; ver também Figs. 19.42b e 19.43). Bolotas* e avelãs, são exemplos de **nozes**, as quais lembram aquênios, mas possuem uma parede muito dura e são derivados de um ovário composto. Finalmente, na família da erva-doce (Apiaceae) e do *Acer* (Aceraceae), bem como em outros grupos não relacionados, o fruto é um **esquizocarpo**, o qual se divide na maturidade em duas ou mais partes portadoras de sementes (Fig. 19.42a).

*N.T.: Frutos do carvalho.

(a)



(b)

19.38
O coqueiro (Cocos nucifera), *está espalhado por praias de todo o mundo, devido ao fato de seus frutos poderem flutuar por longos períodos e então germinarem quando encontram a terra.* (a) *Um coco germinando numa praia da Flórida.* (b) *Diagrama de coco. A água de coco é o endosperma líquido; paredes celulares formam-se ao redor dos núcleos, que se torna sólido na época da germinação. Para o transporte, sua casca é removida, e geralmente nos países temperados as pessoas vêem apenas a camada interna e lenhosa do fruto.*

DISPERSÃO DE FRUTOS E SEMENTES

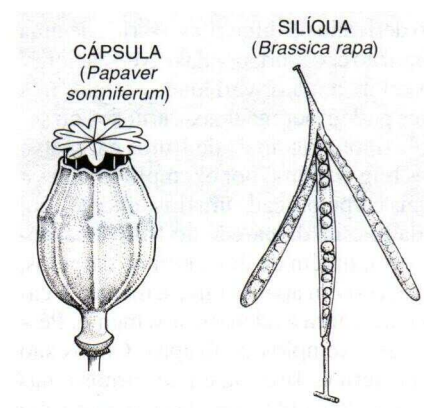
Do mesmo modo que as flores evoluíram de acordo com as características de seus polinizadores, também os frutos evoluíram em relação a seus agentes dispersores. Em ambos os sistemas co-evolutivos, existiram, geralmente, muitas modificações em relação aos diferentes agentes dispersores dentro de uma mesma família, e uma grande convergência evolutiva em direção a estruturas semelhantes para mesmas funções. Iremos mostrar aqui algumas adaptações dos frutos em relação aos seus agentes dispersores.

Frutos e Sementes Dispersos Pelo Vento

Algumas plantas têm frutos ou sementes leves que são dispersos pelo vento (Figs. 19.39a, 19.41a, 19.42). As sementes pulverulentas de todas as orquídeas, por exemplo, são dispersas pelo vento. Alguns frutos possuem alas, as quais algumas vezes são formadas por partes do perianto, sendo deste modo capazes de flutuar de um lugar para outro. Nos esquizocarpos do *Acer,* por exemplo, cada carpelo desenvolve uma longa ala (Fig. 19.42a). Os dois carpelos separam-se e caem quando maduros. Muitos membros de Asteraceae, como por exemplo o dente-de-leão, desenvolvem um *pappus* plumoso, que permite que o fruto permaneça flutuando no ar (Figs. 19.42b e 19.43). Em algumas plantas, a semente, e não o fruto, é que possui alas ou plumas; a linária (*Linaria vulgaris*) tem sementes aladas, e *Asclepias* (ver Fig. 19.39a) tem sementes plumosas. Nos salgueiros e álamos (Família Salicaceae), a cobertura da semente é recoberta por pêlos lanosos. Em *Salsola,* a planta inteira (ou uma parte desta) é levada pelo vento, espalhando as sementes enquanto se move (Fig. 19.44).

Outras plantas lançam suas sementes. Na maria-sem-vergonha (*Impatiens*), as valvas das cápsulas separam-se repentinamente, jogando as sementes para longe. Numa espécie de *Hammamelis,* o endocarpo contrai-se quando o fruto seca, lançando as sementes com tanta força que algumas vezes elas podem alcançar distâncias de até 15 metros. Outro exemplo de autodispersão é mostrado na

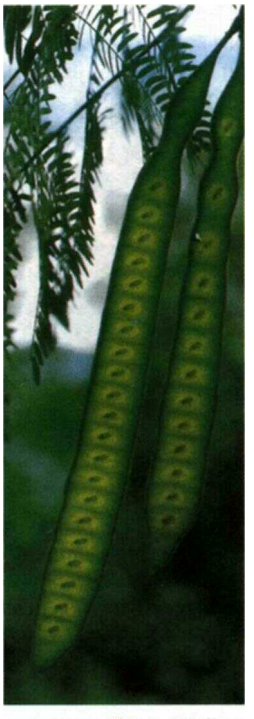
(a)



(b) (c)

19.39
Frutos deiscentes. (a) *Folículos abertos de* Asclepias. (b) *Em alguns membros da família da papoula (Papaveraceae), como no gênero Papaver, a cápsula libera suas sementes através de orifícios no ápice do fruto.* (c) *Plantas da famíla do repolho (Brassicaceae) possuem um fruto chamado silíqua, no qual as sementes estão numa estrutura central, e as duas valvas abrem-se na maturidade.*

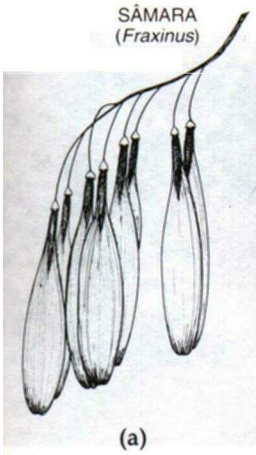
(a)



(b)

(c)

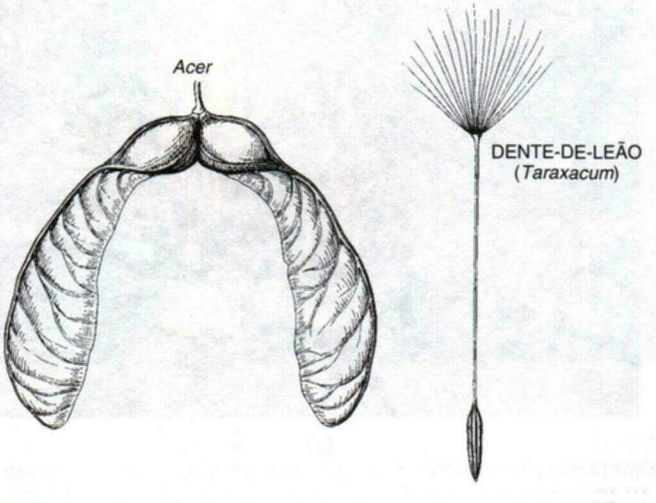
19.40
O legume, um tipo de fruto que é usualmente deiscente, é característico da família do feijão, Fabaceae (também chamada Leguminosae). Com cerca de 18.000 espécies, Fabaceae é uma das maiores famílias de angiospermas. Muitos membros da família são capazes de fixar o nitrogênio devido à presença de bactérias do gênero Rhizobium, *que formam nódulos em suas raízes (ver Cap. 27). Por esta razão, estas plantas são geralmente os primeiros colonizadores em solos pouco férteis, como nos trópicos, podendo assim crescer rapidamente. As sementes de alguns membros da família são importantes fontes alimentares, como os feijões e ervilhas.* (a) *Legumes da ervilha,* Pisum sativum. (b) *Legumes de* Albizzia polyphylla, *crescendo em Madagáscar; cada semente está em um compartimento separado do fruto.* (c) *Legume de* Griffonia simplicifolia, *uma planta do oeste africano. As duas valvas do legume estão separadas, revelando as duas sementes em seu interior.*



(a)

(b)

19.41
Frutos indeiscentes. (a) *Sâmaras, frutos alados característicos dos freixos* (Fraxinus) *e dos olmos* (Ulmus), *retêm suas sementes na maturidade. Sâmaras são dispersas pelo vento.* (b) *Cipselas de* Arctium *(família Asteraceae), que grudam nos animais, sendo dispersas desta maneira.*



19.42
Frutos dispersos pelo vento. (a) *Nos* Acer, *cada metade do esquizocarpo tem uma longa ala.* (b) *O fruto do dente-de-leão* (Taraxacum) *e muitas outras compostas possuem um cálice modificado, chamado* pappus, *aderente à cipsela madura, formando uma estrutura plumosa que auxilia na dispersão.*

19.43
Os pequenos frutos indeiscentes do dente-de-leão, conhecidos tecnicamente como cipselas (mas freqüentemente chamados de aquênios), são dispersos por seu cálice modificado (o pappus*). Esta fotografia mostra os capítulos frutificados de uma planta do gênero* Agoseris*, bastante relacionado aos dentes-de-leão.*

19.44
Em Salsola*, a planta inteira solta-se e é levada pelo vento, espalhando suas sementes enquanto rola pelo solo. A fotografia mostra a grande quantidade de plantas deste tipo que foram levadas pelo vento, na cidade de Mobridge, Dakota do Sul, em 8 de novembro de 1989.* Salsola *é nativa da Eurásia, mas é facilmente encontrada na América do Norte e outros locais.*

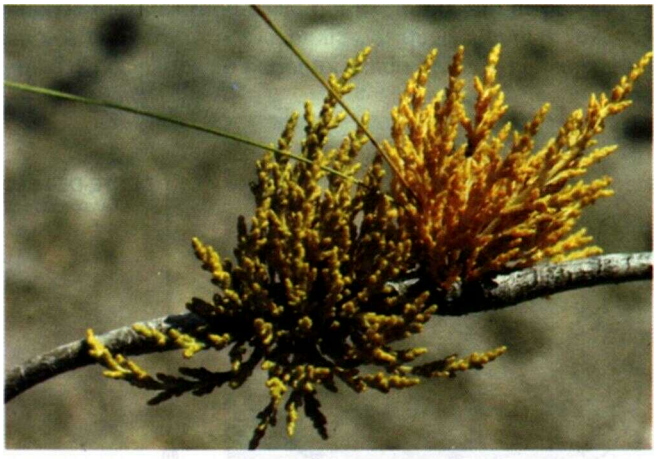
Fig. 19.45. Contrastando com estes métodos ativos de dispersão, as sementes ou frutos de muitas plantas simplesmente caem no solo, sendo dispersos mais ou menos passivamente (ou são dispersos por agentes esporádicos, como correntes de água).

Frutos e Sementes Dispersos pela Água

Os frutos e sementes de muitas plantas, especialmente aquelas que crescem próximas a corpos d'água, são adaptados para a flutuação. Os frutos podem conter ar armazenado em seu interior, ou o fruto pode possuir tecidos que incluem grandes espaços entre as células. Alguns frutos são especialmente adaptados para dispersão por correntes oceânicas; entre estes é notável o exemplo do coco (ver Fig. 19.38), razão pela qual qualquer atol recentemente formado no Oceano Pacífico rapidamente adquire seu coqueiro. A chuva também é um meio comum de dispersão de frutos e sementes; esta é particularmente importante para plantas que vivem em encostas montanhosas.

Frutos e Sementes Dispersos por Animais

A evolução de frutos carnosos doces e freqüentemente coloridos está claramente envolvida no processo de co-evolução de animais e plantas com flores. A maioria dos frutos em que a maior parte



(a)

(b)

19.45
Visco-anão (Arceuthobium)*, uma dicotiledônea parasita, a mais séria causadora de perda de produtividade florestal no Oeste americano.* (a) *Uma planta crescendo num ramo de pinheiro na Califórnia.* (b) *Descarga da semente. Uma pressão hidrostática muito forte forma-se no fruto e lança as sementes a até 15 metros de distância. As sementes têm uma velocidade inicial de cerca de 100 quilômetros por hora. Este é um dos modos pelos quais as sementes podem ser espalhadas para outras árvores, apesar de serem pegajosas e poderem ser carregadas nos pés de aves a distâncias bem maiores.*

do pericarpo é carnoso é comida por vertebrados. Quando estes frutos são comidos por aves ou mamíferos, as suas sementes são espalhadas após passarem intactas pelo trato digestivo, ou, no caso das aves, podem também ser regurgitadas a alguma distância do local de ingestão (Fig. 19.46). Algumas vezes a digestão parcial das sementes facilita sua germinação, por agir sobre a cobertura destas.

Quando os frutos carnosos amadurecem, eles passam por uma série de modificações mediadas pelo hormônio etileno, que será discutido no Cap. 25. Entre estas mudanças, está um aumento no teor de açúcar, um amolecimento do fruto, causado pela quebra de substâncias pécticas, e freqüentemente uma mudança de coloração de verde para vermelho (Fig. 19.46a), amarelo, azul ou preto. As sementes de algumas plantas, especialmente tropicais, possuem freqüentemente apêndices carnosos, ou arilos, com as cores características dos frutos carnosos, e, como eles, auxiliam na dispersão por vertebrados. Os arilos dos teixos (*Taxus,* ver Fig. 17.26) não são homólogos das estruturas chamadas de arilos nas angiospermas, já que os arilos dos teixos são derivados das sementes e não dos frutos. No entanto, eles possuem função semelhante na dispersão das sementes.

Frutos imaturos são verdes ou têm uma coloração que os torna inconspícuos no meio da folhagem; assim, eles ficam de alguma forma ocultos de aves, mamíferos e insetos. Podem ser desagradáveis ao paladar e desta forma desencorajam os animais a comê-los antes que as sementes estejam maduras. As mudanças na cor que acompanham o amadurecimento do fruto são o "sinal" da planta de que o fruto está pronto para ser comido, as sementes maduras e prontas para a dispersão (Fig. 19.46). Não é por coincidência que a maioria dos frutos maduros tem a cor vermelha. Um fruto vermelho é inconspícuo para os insetos, misturando-se à folhagem. Os insetos são muito pequenos para dispersarem as grandes sementes dos frutos carnosos, e portanto tal proteção é vantajosa para as plantas. Ao mesmo tempo, os frutos vermelhos são muito atrativos para os vertebrados, que assim comem os frutos e podem dispersar as sementes maduras.

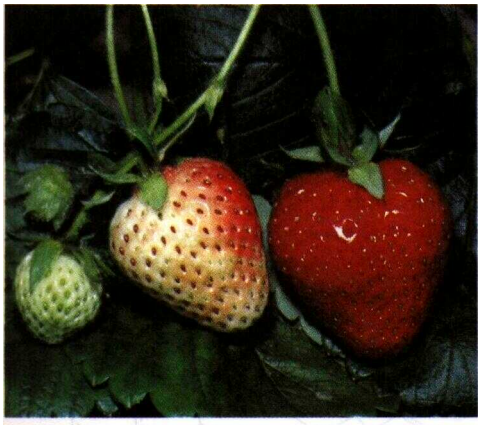
Muitas angiospermas têm frutos ou sementes que são dispersas por aderirem à pelagem dos animais (Fig. 19.47; ver também Fig. 19.41b). Estes frutos e sementes têm ganchos, tricomas ou coberturas pegajosas que permitem seu transporte, freqüentemente por grandes distâncias, grudados nos corpos dos animais.

Outros importantes agentes da dispersão das sementes em algumas plantas são as formigas (Fig. 19.48). Tais plantas desenvolveram uma adaptação especial no exterior das sementes, chamada de elaiossomo, um apêndice carnoso que contém lipídios, proteína, amido, açúcares e vitaminas. As formigas usualmente carregam estas sementes para seus ninhos, onde os elaiossomos são consumidos por outras operárias ou larvas, e as sementes são deixadas intactas. As sementes germinam neste local, e as plântulas geralmente se estabelecem, protegidas de predadores e talvez beneficiadas por um enriquecimento de nutrientes do solo. Até um terço das espécies em algumas comunidades vegetais, como no estrato herbáceo das florestas decíduas do centro e do leste dos Estados Unidos, são dispersas desta maneira. Estas plantas incluem espécies comuns nestas áreas, como *Claytonia virginiana, Dicentra cucullaria, Sanguinaria canadensis,* muitas espécies de violetas (*Viola,* Fig. 10.2) e *Trillium* (Fig. 1.3).

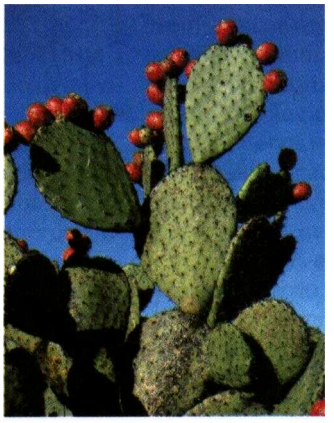
Co-Evolução Bioquímica

Os metabólitos secundários são também importantes na evolução das angiospermas. Estes produtos eram considerados resíduos metabólicos e incluem uma gama de compostos químicos, como alcalóides, quinonas, óleos essenciais (incluindo terpenóides), glicosídeos (incluindo substâncias cianogênicas e saponinas), flavonóides e até mesmo ráfides (cristais aciculares de oxalato de cálcio). A presença de alguns destes compostos pode caracterizar famílias inteiras, ou grupos de famílias de angiospermas (Fig. 19.49).

Na natureza, estas substâncias parecem ter um papel importante, seja restringindo a palatabilidade das plantas nas quais ocorrem, ou fazendo com que animais evitem estas plantas (Fig. 19.50). Quando uma certa família de plantas é caracterizada por



(a)



(b)

(c)

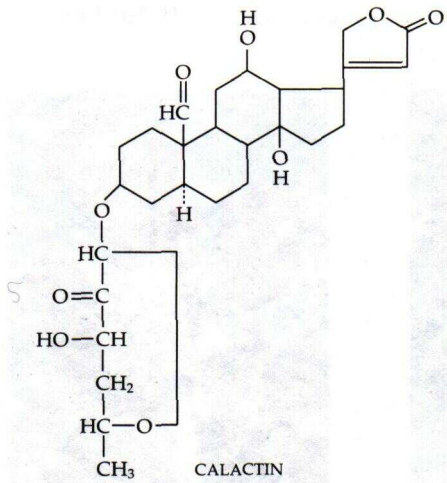
19.46
As sementes dos frutos carnosos são geralmente dispersas por vertebrados, que comem os frutos e regurgitam as sementes ou as liberam através das fezes. Exemplos de frutos dispersos por vertebrados são mostrados aqui. (a) *Morangos* (Fragaria), *um exemplo de fruto agregado. Os aquênios estão sobre a superfície do receptáculo carnoso. Morangos imaturos, como os estágios imaturos da maioria das plantas dispersas por aves e mamíferos, são verdes, mas tornam-se vermelhos quando as sementes estão maduras, e assim prontas para a dispersão.* (b) *As bagas de muitos cactos, como este figo-da-índia* (Opuntia) *que cresce no sul do México, são conspícuas na maturidade.* (c) *Bagas de* Lonicera hispidula. *Estas bagas desenvolvem-se de ovários ínferos e, portanto, possuem partes de alguns verticilos florais incorporados a elas. Uma flor desta espécie é mostrada na Fig. 19.13c.*

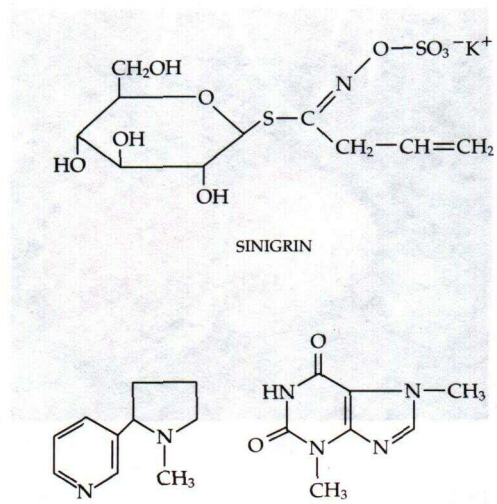
19.47
Os frutos da planta africana Harpagophytum *(família Pedaliaceae) estão equipados com ganchos, através dos quais podem grudar na pelagem das pernas de grandes mamíferos e, assim, espalharem-se de um lugar ao outro.*

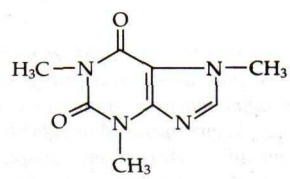
19.48
Uma formiga (Rhytidoponera metallica) *levando uma semente de acácia para seu ninho, na Austrália. Note o grande elaiossomo amarelo.*

um grupo de metabólitos secundários, apenas algumas famílias de insetos estão aptas a se alimentar destas plantas. A família da couve (Brassicaceae), por exemplo, é caracterizada pela presença de glicosídeos do óleo de mostarda e enzimas associadas que rompem estes glicosídeos, liberando os fortes odores que são associados ao repolho, rábano e mostarda. Insetos herbívoros da maioria dos grupos ignoram as plantas desta família, não se alimentando delas, mesmo quando famintos. Entretanto, percevejos e outros grupos de besouros alimentam-se exclusivamente de folhas de plantas desta família. As larvas da maioria dos membros de borboletas da subfamília Pierinae também se alimentam somente destas plantas. As mesmas substâncias que restringem a alimentação da maioria dos grupos de insetos herbívoros são freqüentemente estimulantes destes insetos de dieta restrita. Certas larvas de mariposa que se alimentam de repolho protraem as suas peças bucais e exibem comportamento alimentar característico na presença de ágar ou papel de filtro com extratos destas plantas.

É evidente que a habilidade para produzir e reter estas substâncias em seus tecidos é um passo evolutivo importante, pois dá







19.49
Metabólitos secundários: sinigrina, proveniente de Brassica nigra*; calactina, um glicosídeo cardiotônico do oficial-de-sala* (Asclepias curassavica)*; nicotina, do tabaco* (Nicotiana tabacum)*; cafeína, da* Coffea arabica*; e teobromina, um alcalóide encontrado no café, chá* (Thea sinensis) *e cacau* (Theobroma cacao)*. Nicotina, cafeína e teobromina são alcalóides membros de uma classe de compostos nitrogenados, fisiologicamente ativos nos vertebrados.*

19.50
Toxicodendron radicans *produz um metabólito secundário, 3-pentadecanodienil catecol, que provoca sensação urticante na pele de muitas pessoas. A habilidade na produção deste álcool provavelmente evoluiu sob pressão seletiva exercida por herbívoros. Felizmente, esta planta é facilmente reconhecível pela suas características folhas compostas, com três folíolos.*

a estas plantas proteção bioquímica contra a maioria dos herbívoros. Durante o curso de sua evolução, os membros da família Brassicaceae foram protegidos da maioria dos herbívoros por possuírem glicosídeos do óleo de mostarda. As plantas protegidas representam uma fonte de alimento ainda inexplorada por qualquer grupo de insetos que possa tolerar ou neutralizar as substâncias químicas por elas produzidas. Os principais passos evolutivos das borboletas do grupo Pierinae provavelmente ocorreram depois que seus ancestrais adquiriram a habilidade de se alimentar em plantas da família Brassicaceae, neutralizando as substâncias tóxicas.

Insetos herbívoros que possuem dieta alimentar restrita a grupos de plantas com certos metabólitos secundários são freqüentemente muito coloridos. Esta coloração serve como um sinal a seus predadores de que estão carregados de substâncias nocivas, sendo portanto impalatáveis. Por exemplo, o grupo de insetos encontrados alimentando-se de uma planta de *Asclepias* pode incluir besouros crisomelídeos verde-brilhantes, besouros cerambicídeos vermelhos, percevejos, e borboletas monarcas alaranjadas ou pretas, entre outros. *Asclepias* possui grande quantidade de alcalóides e glicosídeos cardiotônicos, substâncias que possuem um potente efeito sobre vertebrados, os principais predadores potenciais destes insetos. Se uma ave ingere uma borboleta monarca, há um forte distúrbio gástrico seguido de vômito. Padrões preto e alaranjados como os da borboleta monarca serão evitados pelo predador no futuro; outros insetos desenvolveram coloração e sinais similares. Assim, eles escapam da predação favorecendo-se de sua semelhança com a borboleta venenosa. Este fenômeno, conhecido como **mimetismo,** é dependente em última análise das defesas químicas das plantas. Várias drogas e substâncias psicotrópicas, como os compostos ativos da maconha (*Cannabis sativa*) e o ópio da papoula (*Papaver somniferum*), entre outros, são também compostos secundários, que na natureza provavelmente possuem um papel na inibição de ataques de herbívoros (Fig. 19.51).

Sistemas ainda mais complexos são conhecidos. Por exemplo, quando as folhas de plantas de batata e tomate são feridas por um certo tipo de besouro, a concentração de inibidores de proteinase na folha ferida cresce rapidamente, interferindo com as enzimas digestivas do besouro. Outras plantas produzem moléculas semelhantes aos hormônios de insetos ou outros predadores, deste modo interferindo no crescimento e desenvolvimento normais destes animais. Um destes produtos, semelhante a um hormônio humano, é uma molécula complexa denominada diosgenina, a qual é obtida de inhames selvagens. A diosgenina está a apenas dois passos químicos da 16-desidropregnenolona (16D), o principal composto ativo de muitos contraceptivos orais, e inhames já foram a principal fonte para a produção de 16D. Infelizmente, estas plantas crescem vagarosamente, e as reservas de inhames selvagens foram rapidamente exauridas. Espécies de *Solanum* estão sendo cultivadas como fontes alternativas de moléculas apropriadas à conversão simples para o 16D.

Como já foi mencionado, sistemas de polinização e de dispersão de frutos desenvolveram padrões co-evolutivos particulares, nos quais muitas das variáveis possíveis evoluíram diversas vezes dentro de uma mesma família ou gênero. A variedade de formas resultante proporciona às angiospermas uma grande diversidade de mecanismos de polinização e dispersão de frutos. No caso das relações bioquímicas, entretanto, os passos evolutivos foram aparentemente maiores e definitivos, de modo que famílias inteiras de plantas podem ser caracterizadas bioquimicamente e associadas com grandes grupos de insetos herbívoros. Estas relações bioquímicas parecem ter tido um papel fundamental no sucesso inicial das angiospermas, que apresentam uma gama muito mais diversificada de substâncias secundárias que qualquer outro grupo de organismos.

Resumo

A origem das angiospermas, há muito tempo objeto de debates, vem sendo investigada através da construção de cladogramas. Tais métodos definiram as plantas com semente como uma linha evolutiva, ou clado, e as gnetófitas como os parentes vivos mais próximos das angiospermas. A aplicação posterior destes métodos, a melhor compreensão dos fósseis e sua incorporação nas análises e a aplicação da metodologia bioquímica auxiliarão na definição mais acurada das relações entre os grupos de angiospermas e a relação destas com outros grupos.

Os mais antigos fósseis de angiospermas são grãos de pólen do Cretáceo inferior, de cerca de 127 milhões de anos; as mais antigas flores possuem cerca de 120 milhões de anos. As plantas com flores tornaram-se dominantes mundialmente entre 80 e 90 milhões de anos atrás. As possíveis razões para seu sucesso incluem várias adaptações à resistência à seca, incluindo a evolução do hábito decíduo, bem como a evolução de mecanismos de polinização e dispersão eficientes e freqüentemente especializados. A diversificação primária das angiospermas ocorreu quando os continentes do sul estavam unidos, formando a grande massa de terra do Gondwana, que se separou progressivamente durante a história deste grupo.

As primeiras angiospermas estão reunidas em dois grupos, um dos quais tinha relativamente poucas partes florais e freqüentemente flores unissexuais, e o outro com flores grandes, robus-

19.51
Algumas plantas que produzem compostos medicinais e alucinógenos. (a) *Mescalina, do cacto peiote* (Lophophora williamsii), *é usada cerimonialmente por muitos grupos nativos do norte do México e sul dos Estados Unidos.* (b) *Tetraidrocanabinol (THC) é a molécula ativa mais importante da maconha* (Cannabis sativa). (c) *Quinino, uma droga valiosa usada no tratamento e prevenção da malária, é derivado de árvores e arbustos tropicais do gênero* Cinchona. (d) *Cocawína, uma droga que está sendo muito utilizada recentemente, é derivada da coca* (Erythroxylon coca), *uma planta cultivada originária do noroeste da América do Sul. A figura mostra uma mulher peruana coletando folhas de coca cultivada. As substâncias encontradas nestas plantas provavelmente protegem-nas da predação por insetos, mas também têm efeitos fisiológicos em vertebrados, incluindo humanos.*

tas e hermafroditas. Sépalas são folhas especializadas que protegem a flor em botão, enquanto as pétalas da maioria das angiospermas evoluíram de estames que perderam seus esporângios. Estames evoluíram de estruturas foliáceas para estruturas delgadas com anteras terminais, características da maioria das angiospermas contemporâneas. Carpelos são estruturas foliáceas que sofreram dobramento ao longo da evolução a fim de recobrir os óvulos. Na maioria das plantas, os carpelos tornaram-se especializados em: um ovário basal alargado, um estilete delgado e um estigma terminal receptivo. A perda de verticilos florais e a fusão entre eles levou à evolução de muitos tipos florais especializados, freqüentemente característicos de famílias em particular.

A polinização por insetos é básica nas angiospermas, e os primeiros agentes polinizadores eram provavelmente besouros. O fechamento do carpelo, do ponto de vista evolutivo, pode ter sido um meio de proteção dos óvulos contra a predação de insetos visitantes. Grupos mais especializados de insetos evoluíram mais tarde na história das angiospermas, e vespas, moscas, borboletas e mariposas influenciaram a morfologia de flores de certos grupos de angiospermas. As abelhas, entretanto, são os insetos visitantes de flores mais especializados e constantes, e tiveram provavelmente a maior influência na evolução das flores. Cada grupo de animal visitante está associado a um grupo de características florais relacionadas aos sentidos visual e olfativo dos animais. Algumas angiospermas tornaram-se polinizadas pelo vento, liberando grande quantidade de pólen pequeno e pulverulento e apresentando estigmas bem desenvolvidos, freqüentemente plumosos, sendo eficientes na captura de pólen do ar. Plantas polinizadas pela água possuem grãos de pólen filamentosos que flutuam até as flores submersas, ou transmitem o pólen através da superfície da água.

Flores que são regularmente visitadas e polinizadas por animais com grande demanda de energia, como beija-flores, morcegos e algumas mariposas, devem produzir grandes quantidades de néctar. Então, estas flores devem proteger e ocultar as fontes de

néctar de visitantes potenciais com baixa demanda energética, que se saciariam com néctar de uma única flor, ou com flores de uma única planta. Assim, estes animais não se moveriam entre as plantas da mesma espécie, não efetuando a polinização cruzada. A polinização pelo vento pode ocorrer apenas quando as plantas crescem reunidas em grandes grupos, enquanto insetos, aves ou morcegos podem carregar pólen por longas distâncias entre as plantas.

A cor das flores é determinada principalmente pelos carotenóides, que são pigmentos lipossolúveis amarelos que ocorrem nos cloroplastos e agem como pigmentos acessórios na fotossíntese, e por flavonóides, que são compostos hidrossolúveis presentes nos vacúolos. Antocianinas, pigmentos azuis ou vermelhos, constituem a maior classe de flavonóides, sendo especialmente importantes na determinação da cor das flores e de outras partes da planta.

Frutos são tão diversos quanto as flores das quais derivam, e podem ser classificados morfologicamente em termos de sua estrutura e desenvolvimento, ou funcionalmente, em relação à sua maneira de dispersão. Frutos são basicamente ovários maduros, mas se partes florais adicionais estão retidas na sua estrutura, eles são denominados frutos acessórios. Frutos simples são derivados de um carpelo, ou de um grupo de carpelos fundidos; frutos agregados são derivados dos carpelos livres de uma única flor; frutos múltiplos derivam-se da fusão de gineceus de algumas ou muitas flores. Frutos deiscentes abrem-se para liberar as sementes, enquanto os indeiscentes não se abrem.

Frutos e sementes dispersos pelo vento são leves e freqüentemente alados ou possuem pêlos que auxiliam sua dispersão. Os frutos de certas plantas liberam suas sementes de modo explosivo. Alguns frutos e sementes são levados pela água; neste caso, podem ser flutuantes e ter uma cobertura impermeável. Outros são disseminados por aves ou mamíferos e desenvolveram coberturas carnosas que são saborosas e freqüentemente conspícuas para a atração destes animais. Outros aderem à pelagem dos mamíferos, sendo dispersos desta maneira. Formigas dispersam as sementes e frutos de muitas plantas; tais unidades de dispersão possuem um apêndice oleoso típico, o elaiossomo, consumido pelas formigas.

A co-evolução bioquímica foi um aspecto importante do sucesso evolutivo e diversificação das angiospermas. Determinados grupos de angiospermas desenvolveram vários metabólitos secundários, como alcalóides, que as protegem da maioria dos herbívoros. Entretanto, certos herbívoros (normalmente aqueles com dietas restritas) são capazes de se alimentar destas plantas e são regularmente encontrados associados a estas. Competidores potenciais são excluídos destas mesmas plantas, pois não possuem a habilidade de neutralizar as toxinas. Este padrão indica a ocorrência de um padrão contínuo de interação co-evolutiva, e provavelmente as primeiras angiospermas também devem ter sido protegidas por sua habilidade em produzir substâncias tóxicas aos herbívoros.

Sugestão para Leituras Adicionais

Bakker, Robert T.: "How Dinosaurs Invented Flowers," *Natural History,* November, 1986, pages 30-38.

Um conjunto sugestivo de hipóteses sobre o possível papel dos dinossauros na evolução das angiospermas; do autor do livro The Dinosaur Heresies.

Barth, Friedrich G.: *Insects and Flowers,* Princeton University Press, Princeton, N.J., 1985.

Uma introdução bem escrita no campo da biologia da polinização, enfatizando as descobertas recentes nesta área.

Brown, Deni: *Aroids: Plants of the Arum Family,* Timber Press, Portland, Ore., 1988.

Um apanhado detalhado, semipopular, da fascinante família das aráceas, planta ilustrada no ensaio deste capítulo.

Corbet, Sarah: "More Bees Make Better Crops", *New Scientist* 23:40-43, July 1987.

Os fazendeiros freqüentemente subestimam as contribuições das abelhas nativas, substituindo as culturas polinizadas por insetos pelas culturas de cereais polinizados pelo vento, levando a população de abelhas a desaparecer. Os fazendeiros então ficam com poucas escolhas quanto ao que podem cultivar.

Cronquist, Arthur: *The Evolution and Classification of Flowering Plants,* 2nd ed., The New York Botanical Garden, Bronx, N.Y., 1988.

Excelente apanhado geral das características das famílias vegetais e do que se pode fazer para classificá-las.

Doust, Jon Lovett, and Lesley Lovett Doust (eds.): *Plant Reproductive Ecology: Patterns and Strategies,* Oxford University Press, New York, 1988.

Embora sendo uma literatura especializada, este livro proporciona uma amostragem rica das melhores pesquisas em andamento sobre a biologia reprodutiva das plantas. Altamente recomendado.

Dressler, Robert L.: *The Orchids: Natural History and Classification,* Harvard University Press, Cambridge, Mass., 1981.

Um apanhado vívido e interessante da maior família de plantas.

Friis, Else Marie, William G. Chloner, and Peter R. Crane: *The Origins of Angiosperms and Their Biological Consequences,* Cambridge University Press, Cambridge, England, 1987.

Ampla revisão do que traz a evidência moderna sobre o fascinante problema da origem das angiospermas e suas conseqüências biológicas.

Nicklas, Karl J.: "The Aerodynamics of Wind Pollination", *The Botanical Review* 51:328-386, 1985.

Uma fascinante revisão de experimentos e observações sobre os modos pelos quais algumas angiospermas e outras plantas levam vantagem em transferir o seu pólen pelo vento.

Richards, A.J.: *Plant Breeding Systems,* Allen and unwin, Winchester, Mass., 1986.*

Um amplo apanhado da biologia reprodutiva, incluindo sistemas de polinização, nas angiospermas.

Robacker, David C., Bastiaan J.D. Meeuse, and Eric H. Erickson: "Floral Aroma,", *BioScience* 38:390-396, 1988.

As relações reguladas pelo odor entre flores e insetos polinizadores têm um significado-chave nos sistemas de polinização.

Stiles, Edmund W.: "Fruit for All Seasons," *Natural History,* August 1984, pages 43-53.

Um exame da dispersão de frutos por pássaros e mamíferos no leste dos Estados Unidos. Bem redigido e belamente ilustrado.

Stuessy, Tod F.: *Plant Taxonomy: The Systematic Evaluation of Comparative Data,* Columbia University Press, New York, 1990.

Um apanhado extenso, bem redigido e bem documentado das muitas linhas de evidência que contribuem para a nossa classificação de angiospermas.

Tanner, Ogden: "The Flowers That Afflict Us with'A Sort of Madness' ", *Smithsonian,* November 1985, pages. 168-181.

Apanhado popular e divertido das orquídeas e suas relações com as pessoas.

Young, James A.: "Tumblewed", *Scientific American,* March 1991, pages 82-87.

O artigo faz uma crônica da introdução do tumbleweed (Amaranthus albus) *do Sudeste da Rússia. Esta planta tornou-se a maior praga agrícola na América do Norte há mais de um século.*

*Disponível em brochura.

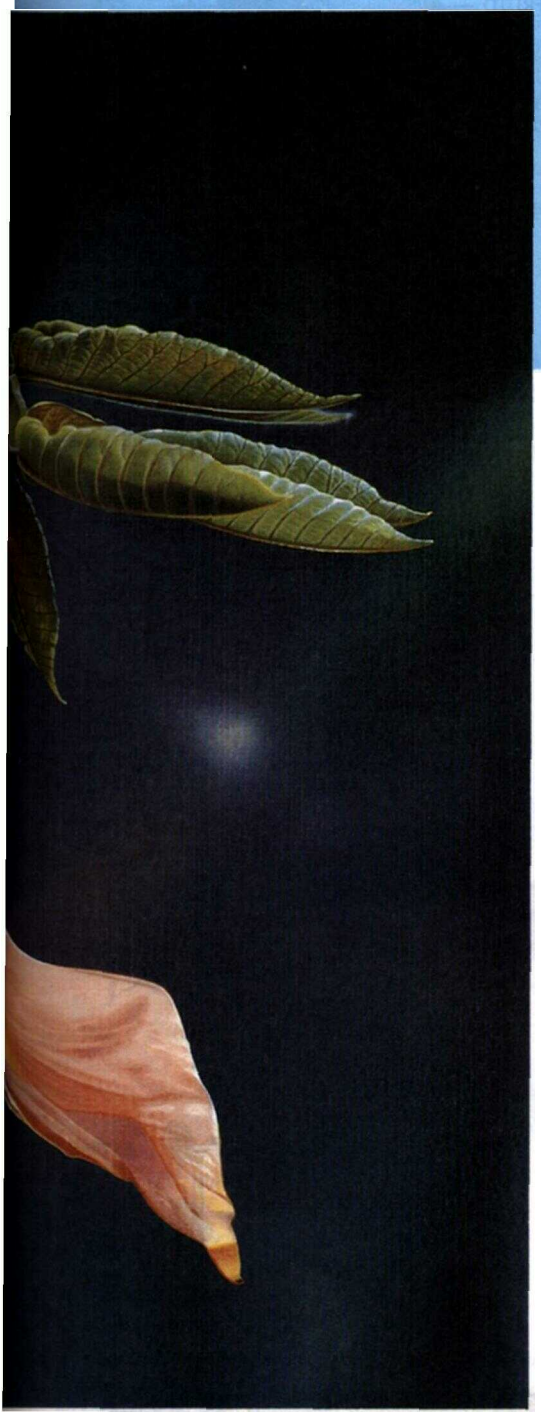
SEÇÃO 4

O Corpo da Planta das Angiospermas: Estrutura e Desenvolvimento

Eixo caulinar expandido de Carya ovata. *Durante o inverno, este eixo caulinar foi uma gema terminal muito compactada. À medida que a gema se expandiu, as escamas protetoras (abaixo) separaram-se e dobraram-se para baixo. Depois que o eixo caulinar estiver completamente expandido, será formada uma nova gema terminal que passará por um período de dormência antes de ser capaz de expandir-se e repetir o ciclo.*

CAPÍTULO 20

Desenvolvimento Inicial do Corpo da Planta



Na seção anterior, traçamos o longo desenvolvimento evolutivo das angiospermas a partir do seu pressuposto ancestral — uma alga multicelular relativamente complexa — através de uma série de plantas vasculares primitivas cujos eixos ramificados foram os precursores das folhas e raízes da maioria das plantas vasculares modernas.

Nesta seção, estaremos interessados no resultado final dessa história evolutiva — as plantas floríferas. Este capítulo começa, portanto, onde termina, no Cap. 18, a história do ciclo de vida das angiospermas — com a semente, que consiste em um tegumento, substâncias de reserva e um embrião. Prosseguiremos com a formação do embrião porque é através desse processo, conhecido como embriogênese, que os órgãos vegetativos — raiz, caule e folha — têm sua origem e é iniciada a organização dos tecidos.

O Embrião e a Semente

O embrião maduro das plantas floríferas consiste em um eixo semelhante a caule, portando um ou dois cotilédones (Figs. 20.1 e 20.6). Os cotilédones, algumas vezes referidos como folhas seminais, são as primeiras folhas do esporófito jovem. Como significam os termos, os embriões das *monocotiledôneas* geralmente têm apenas um cotilédone, e os das *dicotiledôneas* têm dois.

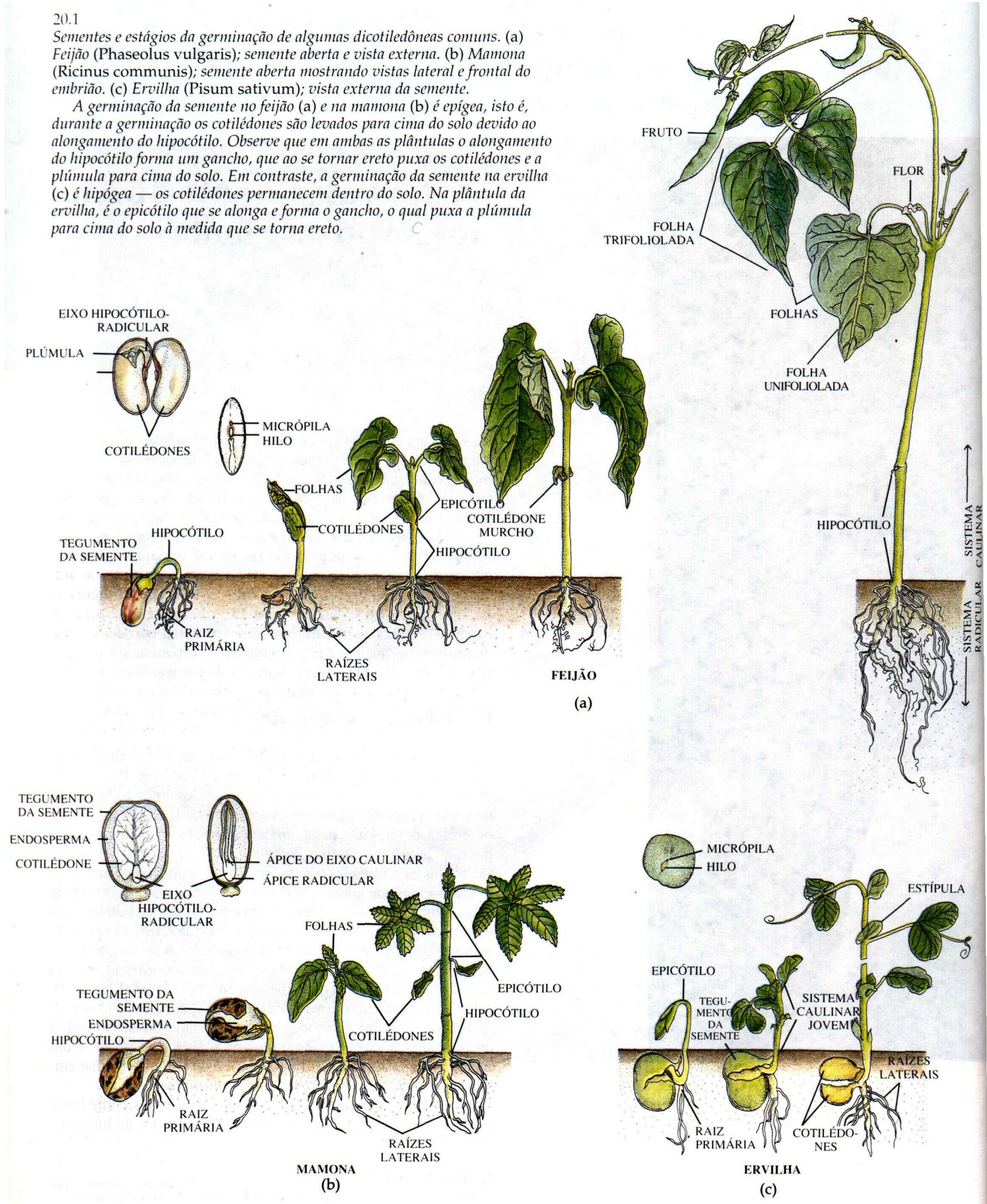
Nas extremidades opostas do eixo do embrião encontram-se os meristemas apicais do eixo caulinar e da raiz. Como comentado anteriormente (Cap. 1), os meristemas apicais são encontrados nas extremidades de todos os eixos caulinares e de raízes. Os meristemas são constituídos por células meristemáticas — células capazes de divisões repetidas. Em alguns embriões ocorre somente um meristema apical acima do cotilédone ou cotilédones (Figs. 20.1b e 20.6a). Em outros, ocorre acima (*epi-*) do(s) cotilédone(s) um sistema caulinar embrionário, que consiste em um eixo semelhante a caule chamado **epicótilo**, com uma ou mais folhas jovens e um meristema apical (Figs. 20.1a e 20.6b). Este sistema caulinar embrionário, a primeira gema, é chamada **plúmula.** *

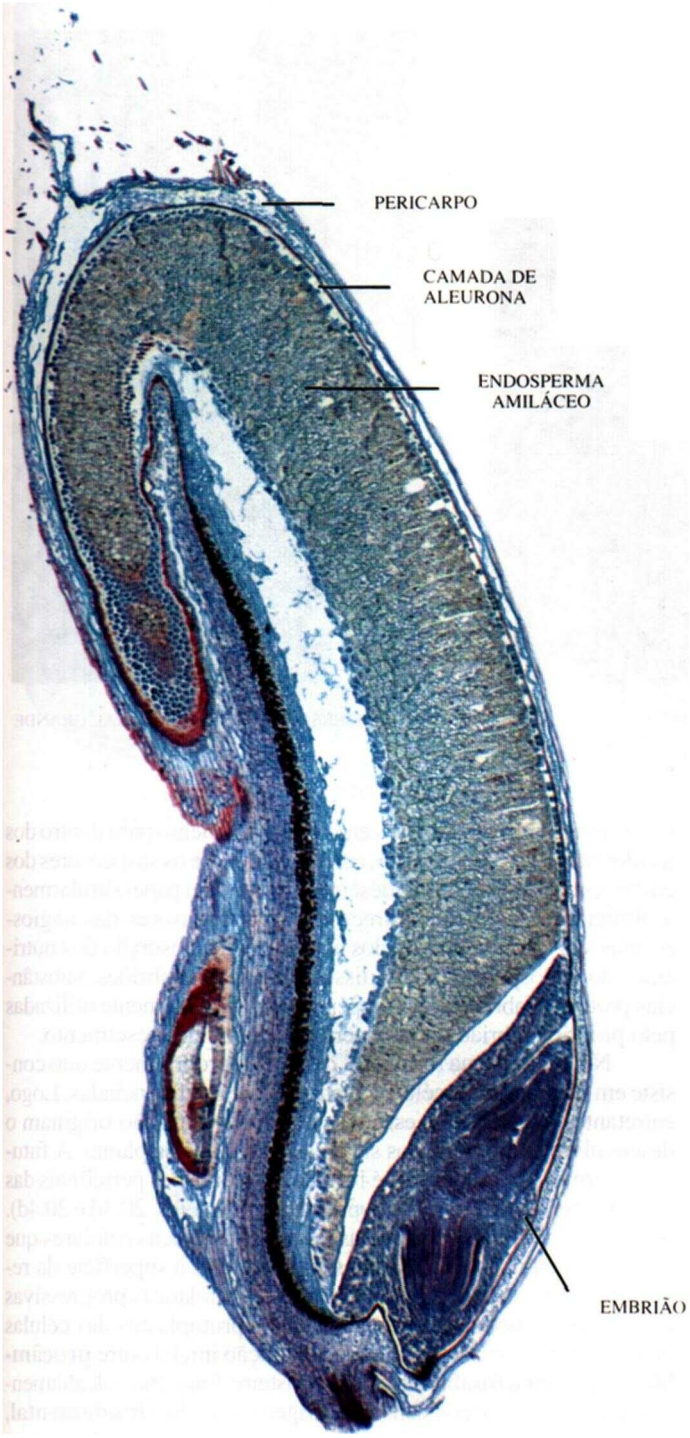
O eixo semelhante a caule abaixo (*hipo-*) dos cotilédones é denominado **hipocótilo**. Na extremidade inferior do hipocóti-

*N. T.: Geralmente considera-se como *plúmula* apenas a gema apical do embrião, a qual pode conter folhas muito pequenas, como por exemplo no feijão (*Phaseolus vulgaris*).

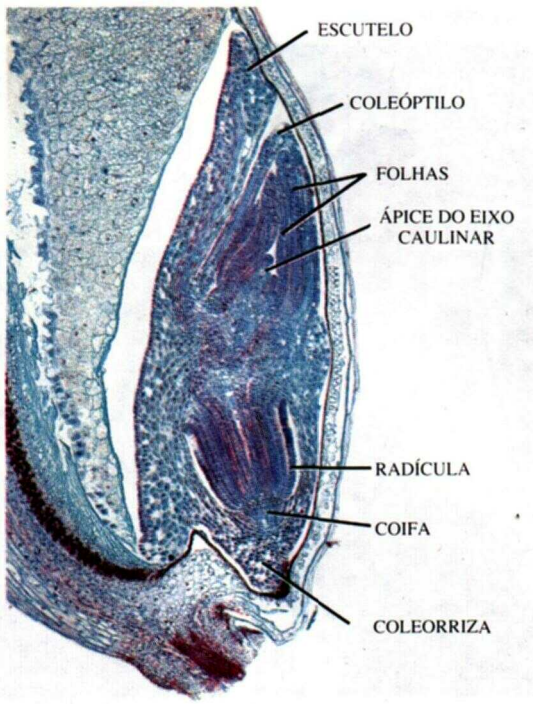
20.1
Sementes e estágios da germinação de algumas dicotiledôneas comuns. (a) *Feijão* (Phaseolus vulgaris)*; semente aberta e vista externa.* (b) *Mamona* (Ricinus communis)*; semente aberta mostrando vistas lateral e frontal do embrião.* (c) *Ervilha* (Pisum sativum)*; vista externa da semente.*

A germinação da semente no feijão (a) *e na mamona* (b) *é epígea, isto é, durante a germinação os cotilédones são levados para cima do solo devido ao alongamento do hipocótilo. Observe que em ambas as plântulas o alongamento do hipocótilo forma um gancho, que ao se tornar ereto puxa os cotilédones e a plúmula para cima do solo. Em contraste, a germinação da semente na ervilha* (c) *é hipógea — os cotilédones permanecem dentro do solo. Na plântula da ervilha, é o epicótilo que se alonga e forma o gancho, o qual puxa a plúmula para cima do solo à medida que se torna ereto.*





(a)



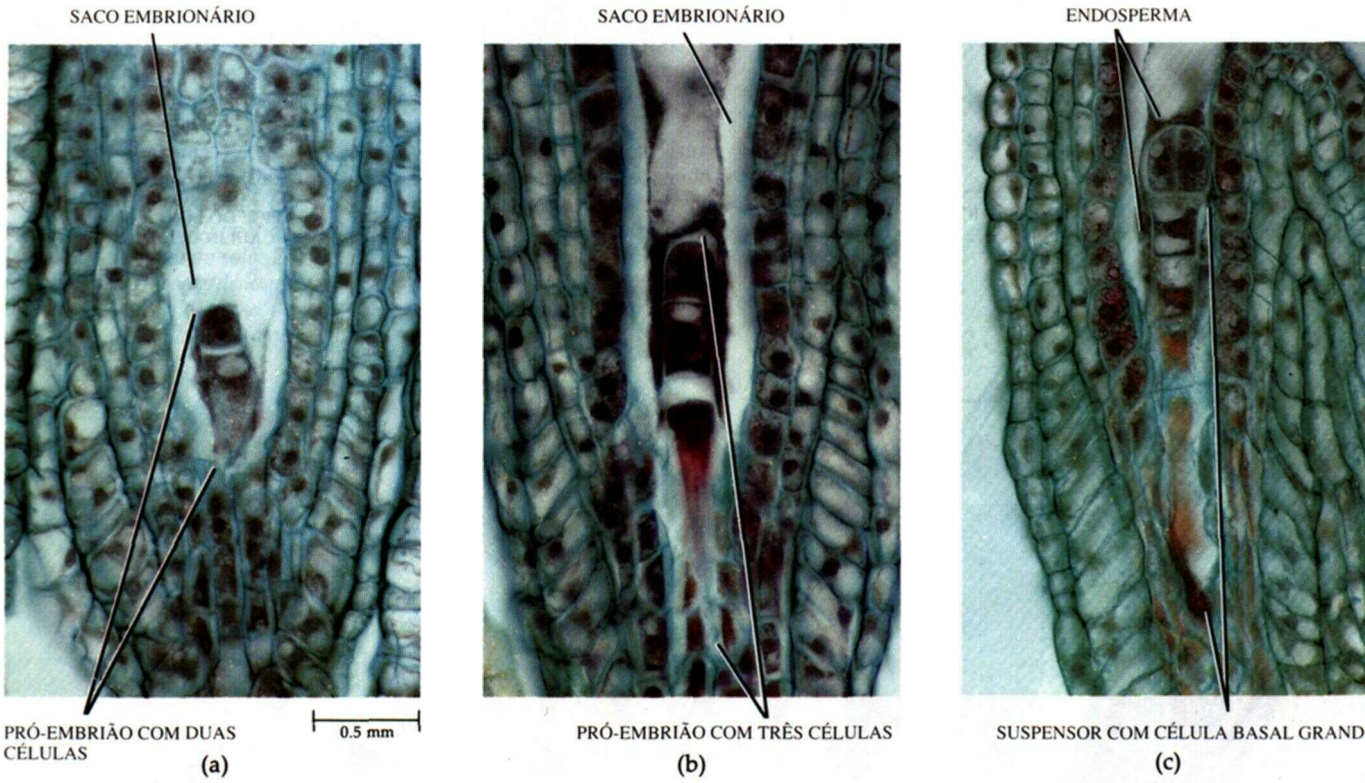
(b)

20.2
(a) *Secção longitudinal do grão maduro, ou cariopse, do trigo* (Triticum aestivum), *uma monocotiledônea. As camadas protetoras do cariopse do trigo consistem no pericarpo. O tegumento da semente, que é soldado ao pericarpo, desintegra-se durante o desenvolvimento do cariopse.* (b) *Detalhe do embrião maduro do trigo.*

lo deve haver uma raiz embrionária ou **radícula**, com características evidentes de raiz (Fig. 20.2). Em muitas plantas, entretanto, a extremidade inferior do eixo consiste em pouco mais do que um meristema apical recoberto por uma coifa. Se a radícula não pode ser distinta no embrião, o eixo do embrião abaixo dos cotilédones é chamado **eixo hipocótilo-radicular**.

Nos comentários sobre o desenvolvimento da semente das plantas floríferas no Cap. 18, observamos que em muitas dicotiledôneas a maioria ou todo o endosperma (que reserva alimento) e o perisperma (se presente) é absorvida pelo embrião em desenvolvimento, e os embriões de tais sementes desenvolvem cotilédones suculentos que reservam alimento. Os cotilédones da maioria dos embriões das dicotiledôneas são suculentos e ocupam o maior volume da semente. Exemplos familiares de sementes sem endosperma são o girassol, a noz, o feijão e a ervilha (Fig. 20.1a, c). Nas dicotiledôneas com grande quantidade de endosperma (por exemplo, a mamona), os cotilédones são delgados e membranosos (Fig. 20.1b) e servem para absorver substâncias de reserva do endosperma durante o reinício do crescimento do embrião.

Nas monocotiledôneas, o único cotilédone, além de funcionar como um órgão de reserva ou fotossintetizante, também realiza função de absorção (Fig. 20.6). Mergulhado no endosperma, o cotilédone absorve nutrientes digeridos pela atividade enzimática. As substâncias digeridas são então movidas por meio do cotilédone para as regiões de crescimento do embrião. Entre os embriões das monocotiledôneas altamente diferenciadas estão aqueles das gramíneas (Figs. 20.2 e 20.6b). Quando totalmente formado, o embrião das gramíneas possui um cotilédone maciço, o **escutelo**, que é apresso ao endosperma. O escutelo, como os cotilédones da maioria das monocotiledôneas, funciona na absorção das substâncias de reserva do endosperma. O escutelo é preso a um lado do eixo do embrião, o qual possui uma radícula em sua extremidade inferior e uma plúmula em sua extremidade superior. Ambas, radícula e plúmula, são envolvidas por estru-



turas protetoras semelhantes a bainhas, chamadas **coleorriza** e **coleóptilo**, respectivamente (Figs. 20.2b e 20.6b).

Todas as sementes são envolvidas por um **tegumento**, que se desenvolve a partir do(s) tegumento(s) do óvulo e fornece proteção para o embrião incluso. O tegumento da semente em geral é muito mais delgado do que o(s) tegumento(s) a partir do(s) qual(is) foi formado. O tegumento delgado e seco pode ter uma textura papirácea, mas em muitas sementes é muito duro e altamente impermeável à água. A micrópila (abertura nos tegumentos) é freqüentemente visível sobre o tegumento como um pequeno poro. Comumente, a micrópila é associada ao **hilo**, uma cicatriz deixada sobre o tegumento, depois que a semente separou-se do seu pedúnculo, ou **funículo** (Fig. 20.1a,c).

Formação do Embrião

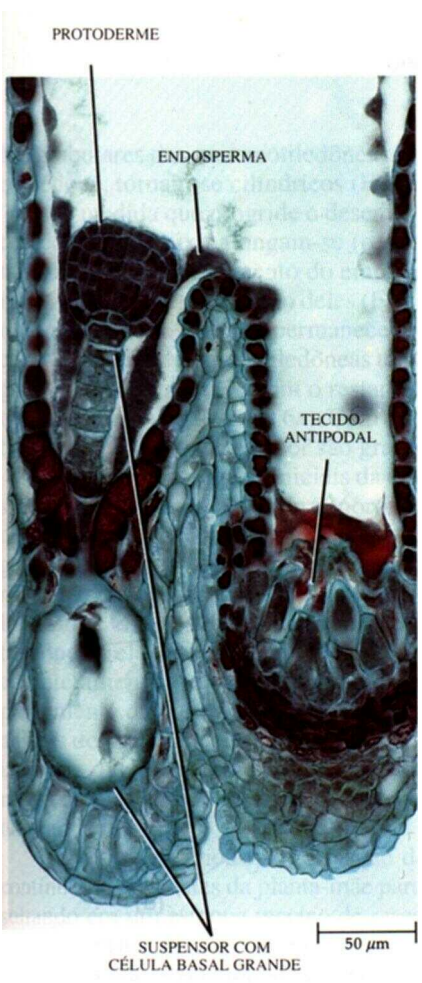
Os primeiros estágios da embriogênese, ou desenvolvimento do embrião, são essencialmente os mesmos nas dicotiledôneas e monocotiledôneas (Figs. 20.3 e 20.4). A formação do embrião começa com a divisão da oosfera fertilizada ou zigoto, dentro do saco embrionário do óvulo. Na maioria das plantas floríferas, a primeira divisão do zigoto é transversal em relação ao seu eixo maior (Figs. 20.3a e 20.4a). Com esta divisão, fica estabelecida a polaridade do embrião: o pólo superior (calazal) é o principal sítio do crescimento do embrião; o pólo inferior (micropilar) produz um **suspensor**, como um pedúnculo, que ancora o embrião na região da micrópila.

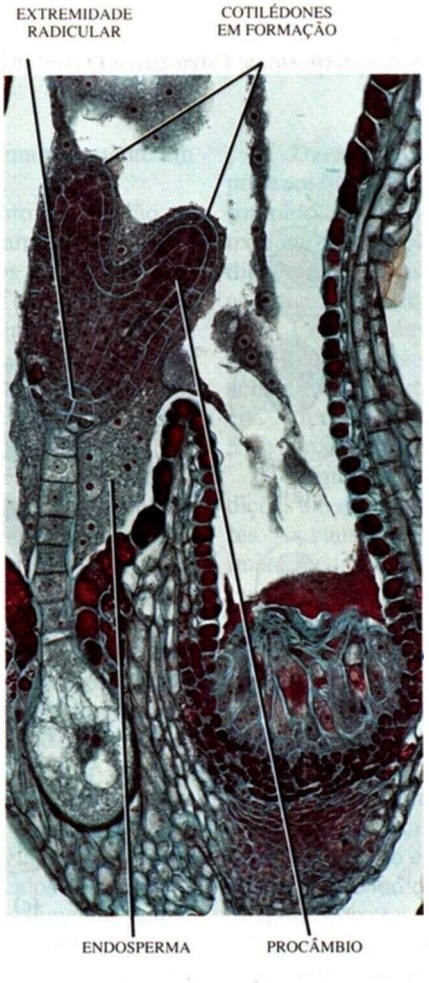
Através de uma progressão de divisões ordenadas, o embrião finalmente diferencia-se em uma estrutura aproximadamente esférica — o embrião propriamente dito — e o suspensor (Figs. 20.3b até d e 20.4b até d). Antes desse estágio ser alcançado, o embrião em desenvolvimento é geralmente denominado **pró-embrião**.

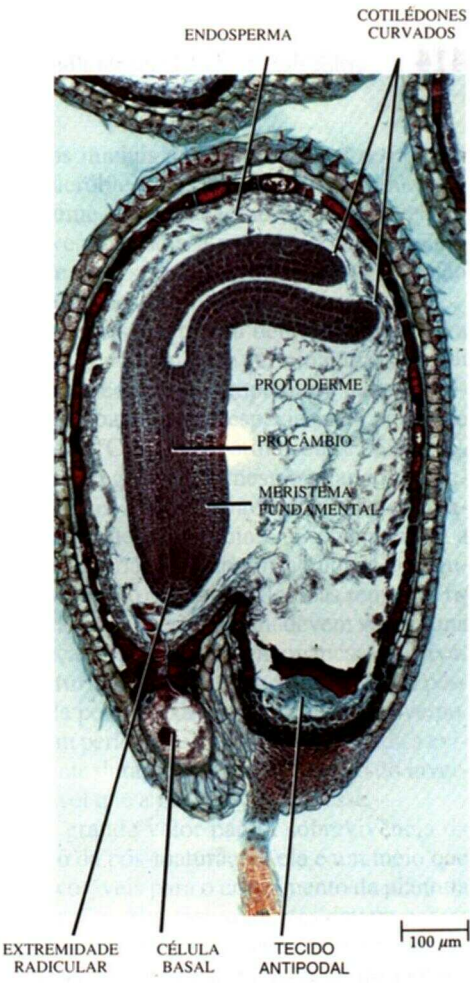
Suspensores foram mencionados nos Caps. 16 e 17 em relação aos embriões de *Selaginella* e *Pinus*, como estruturas que meramente empurram os embriões em desenvolvimento para dentro dos tecidos nutritivos. No passado, acreditava-se que os suspensores dos embriões das angiospermas desempenhavam um papel similarmente limitado. Atualmente, parece que os suspensores das angiospermas são também envolvidos ativamente na absorção dos nutrientes do endosperma. Além disso, em alguns embriões, substâncias protéicas fabricadas no suspensor são aparentemente utilizadas pelo próprio embrião durante períodos de rápido crescimento.

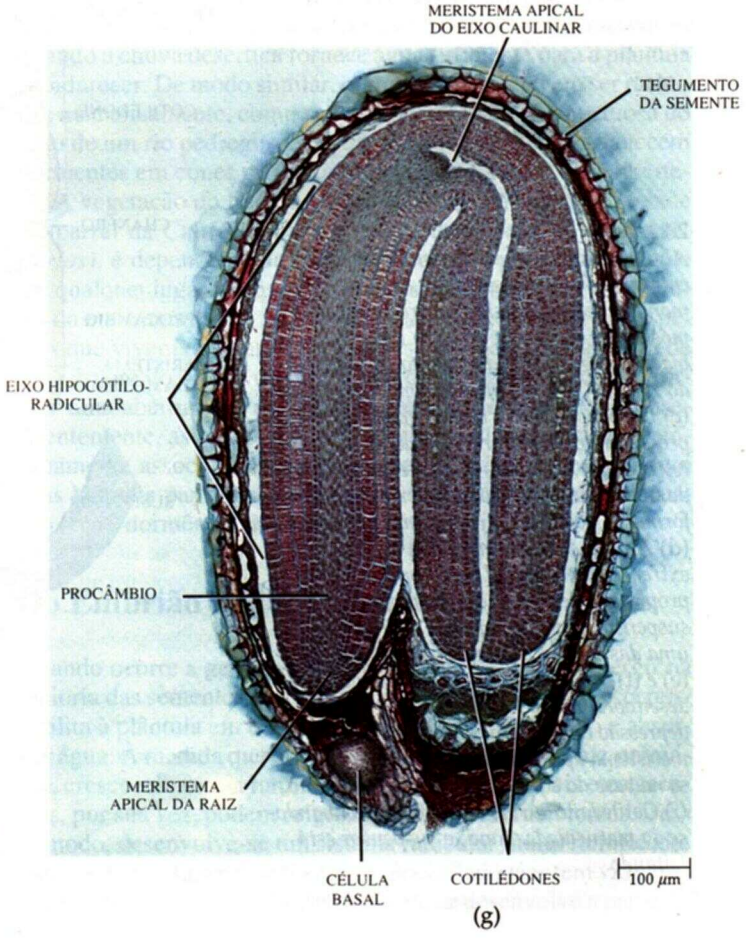
No início de sua formação, o embrião propriamente dito consiste em uma massa de células relativamente indiferenciadas. Logo, entretanto, mudanças na estrutura interna do embrião originam o desenvolvimento inicial dos sistemas de tecidos da planta. A futura epiderme, a **protoderme**, é formada por divisões periclinais das células externas do embrião propriamente dito (Figs. 20.3d e 20.4d). (Divisões periclinais são aquelas nas quais as placas celulares que se formam entre as células-filhas são paralelas à superfície da região da planta onde ocorrem.) Além disso, mudanças progressivas no grau de vacuolização e densidade dos protoplastos das células do interior do embrião resultam na distinção inicial entre **procâmbio** e **meristema fundamental**. O meristema fundamental, altamente vacuolizado e menos denso, dá origem ao **tecido fundamental**, o qual circunda o procâmbio, menos vacuolizado e mais denso, que é o precursor dos tecidos vasculares, xilema e floema. A protoderme, o meristema fundamental e o procâmbio — os assim chamados *meristemas primários* — são contínuos entre os cotilédones e o eixo do embrião (Fig. 20.3f, g e Fig. 20.4e, f).

O estágio de desenvolvimento do embrião que precede o desenvolvimento do cotilédone é geralmente denominado *estágio globular*. O desenvolvimento dos cotilédones pode começar também durante ou depois da iniciação dos meristemas primários. Com a iniciação dos cotilédones, o embrião globular das dicotiledôneas assume, gradualmente, uma forma bilobada. Este estágio no desenvolvimento do embrião das dicotiledôneas é geralmente chamado de *estágio cordiforme* (Fig. 20.3e). Os embri-

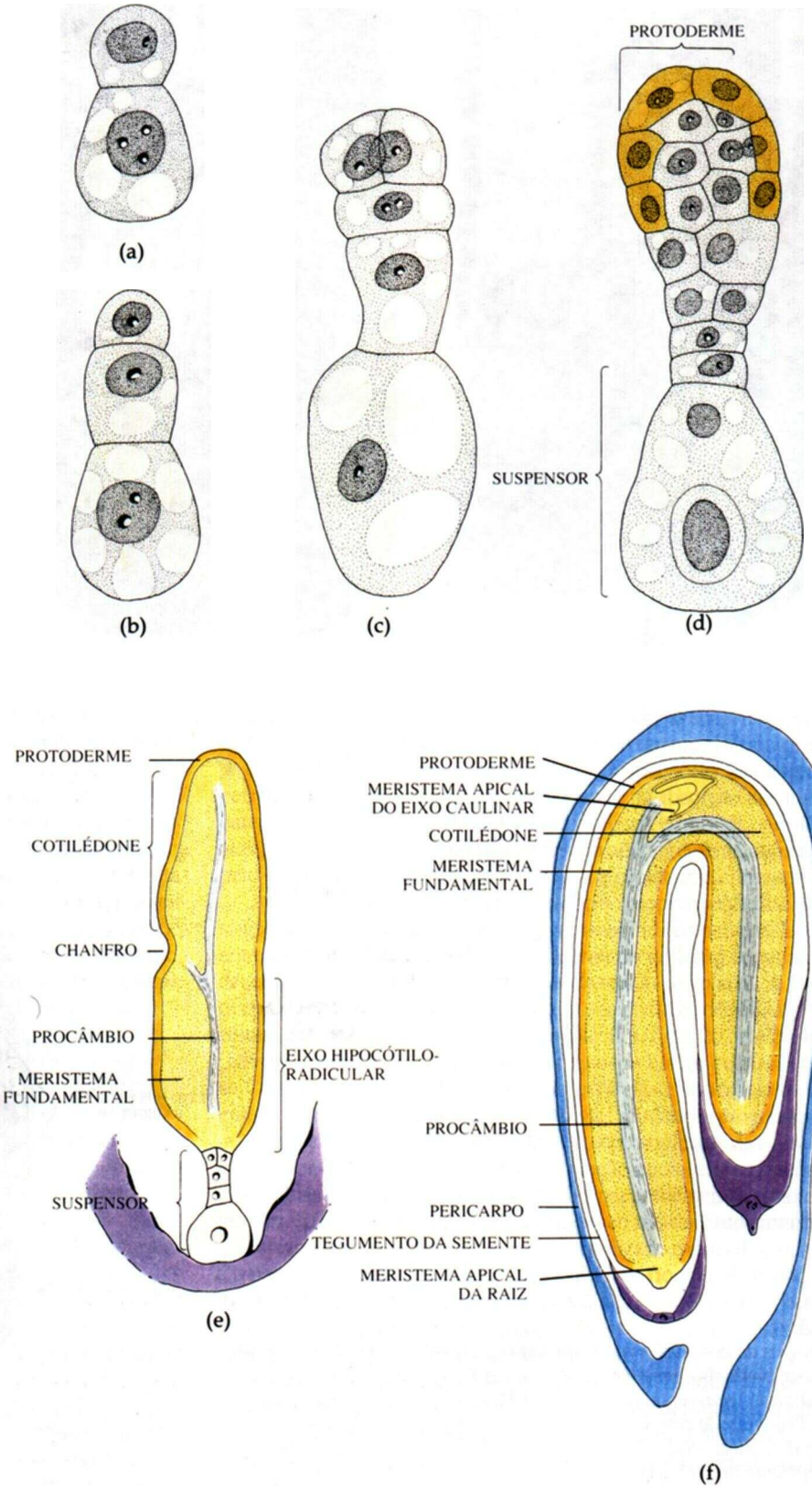








20.3
Estágios do desenvolvimento do embrião da bolsa-de-pastor (Capsella bursa-pastoris), *uma dicotiledônea.* (a) *Estágio bicelular, resultante da divisão transversal do zigoto.* (b) *Pró-embrião com três células.* (c) *Pró-embrião com seis células. O suspensor é agora distinto a partir de duas células terminais, as quais se desenvolvem no embrião propriamente dito.* (d) *O embrião propriamente dito é globular e tem uma protoderme. A célula grande próxima ao fundo é a célula basal do suspensor.* (e) *Embrião em estágio cordiforme (emergência dos cotilédones).* (f) *Embrião em estágio de torpedo. Em* Capsella *o embrião curva-se.* (g) *Embrião maduro.*



20.4
Alguns estágios no desenvolvimento do embrião da seta (Sagittaria), *uma monocotiledônea. Estágios precoces são mostrados em* (a) *até* (d). (a) *Estágio bicelular resultante da divisão transversal do zigoto.* (b) *Pró-embrião com três células.* (c) *Desconsiderando a célula basal grande, o pró-embrião está agora no estágio tetracelular. Todas as quatro células, através de uma série de divisões, contribuem para a formação do embrião propriamente dito.* (d) *A protoderme foi iniciada na extremidade terminal do embrião propriamente dito. Neste estágio, o suspensor consiste em duas células apenas, uma das quais é a grande célula basal. Em* (e) *e* (f) *são mostrados estágios finais do desenvolvimento do embrião.* (e) *Uma depressão ou chanfro (o lugar do futuro meristema apical do eixo caulinar), formou-se na base do cotilédone que está surgindo.* (f) *Cotilédone curvo; embrião aproximando-se da maturidade. Aqui, o suspensor está faltando.*

ões globulares das monocotiledôneas, que formam somente um cotilédone, tornam-se cilíndricos (Fig. 20.4e).

À medida que progride o desenvolvimento do embrião, os cotilédones e o eixo alongam-se (o assim chamado *estágio de torpedo* do desenvolvimento do embrião), e os meristemas primários se estendem ao longo deles (Figs. 20.3f e 20.4f). Durante o alongamento, o embrião permanece reto ou encurva-se. O único cotilédone das monocotiledôneas torna-se freqüentemente tão grande, em comparação com o restante do embrião, que é a estrutura que domina (Fig. 20.6a). Com a contínua espansão do embrião, as células do suspensor são gradualmente esmagadas.

Durante os estágios iniciais da embriogênese ocorre divisão celular em todo o jovem esporófito. Entretanto, à medida que o embrião se desenvolve, a adição de novas células restringe-se, gradualmente, aos meristemas apicais do sistema caulinar e da raiz. Nas dicotiledôneas, o meristema apical do eixo caulinar surge entre os dois cotilédones (Fig. 20.3g). Nas monocotiledôneas, ele surge de um lado do cotilédone e é circundado, completamente, por uma extensão semelhante a uma bainha proveniente da base do cotilédone (Fig. 20.4f). Os meristemas apicais do sistema caulinar e da raiz são de grande importância, uma vez que esses tecidos são, realmente, a fonte de todas as novas células responsáveis pelo desenvolvimento da plântula e da planta adulta.

Durante o período de formação do embrião, há um fluxo contínuo de nutrientes da planta-mãe para os tecidos do óvulo, resultando em um estoque maciço de reservas de alimentos dentro do endosperma, perisperma ou cotilédones da semente que está se desenvolvendo. Eventualmente, o pedúnculo ou funículo, que conecta o óvulo à parede do ovário, separa-se do óvulo e o último torna-se um sistema nutricionalmente fechado. Finalmente, a semente torna-se dessecada à medida que perde água para o ambiente circundante e o tegumento endurece, envolvendo o embrião e nutrientes de reserva numa "armadura protetora".

Condições Essenciais para a Germinação da Semente

O crescimento do embrião é geralmente retardado enquanto a semente amadurece e é disseminada. O reinício do crescimento do embrião ou **germinação** da semente depende de muitos fatores externos e internos. Entre os fatores externos ou ambientais, três são especialmente importantes: a água, o oxigênio e a temperatura. Além do mais, sementes pequenas, tais como as da alface *(Lactuca sativa)* e muitas ervas daninhas, geralmente requerem exposição à luz para a germinação (ver Cap. 26).

A maioria das sementes maduras é extremamente seca, contendo normalmente apenas 5 a 20% de água do seu peso total. Deste modo, a germinação não é possível até que a semente absorva a água necessária para as atividades metabólicas. Enzimas já presentes na semente são ativadas e outras são sintetizadas para a digestão e utilização dos nutrientes de reserva acumulados nas células da semente, durante o período de formação do embrião (ver Cap. 29). As mesmas células que inicialmente sintetizavam imensas quantidades de materiais de reserva agora invertem completamente seus processos metabólicos. O aumento e divisão celulares são iniciados no embrião e seguem os padrões característicos das espécies. O crescimento posterior requer um contínuo suprimento de água e nutrientes. À medida que a semente absorve água, ela intumesce, e considerável pressão pode ser desenvolvida no seu interior (ver Embebição, Cap. 4).

Durante os estágios iniciais da germinação, a respiração pode ser inteiramente anaeróbica, mas tão logo o tegumento seja rompido, a semente assume a respiração aeróbica, que requer oxigênio. Se o solo estiver saturado, a quantidade de oxigênio disponível para a semente pode ser inadequada para a respiração aeróbica, e a plântula não se desenvolverá corretamente.

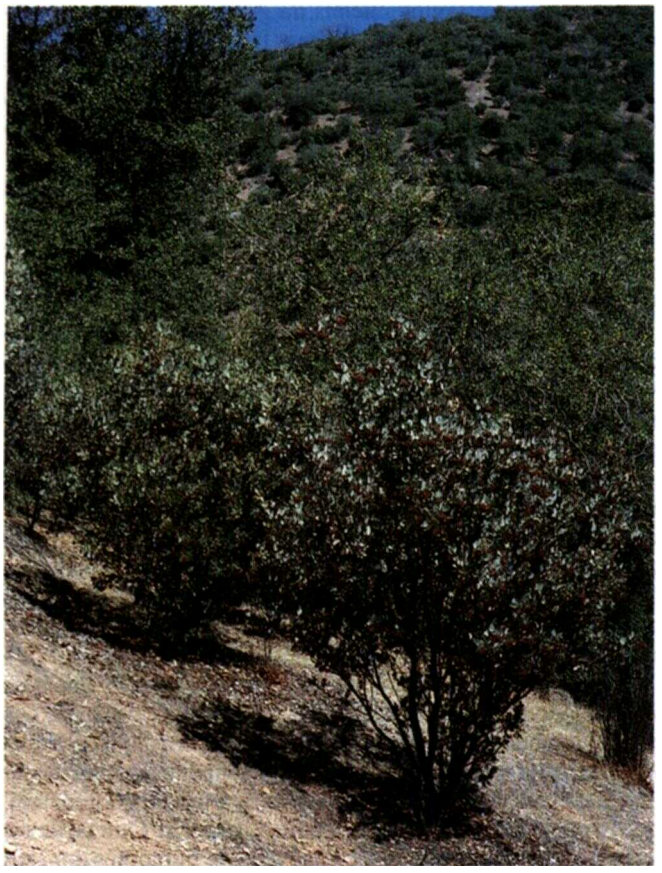
Embora muitas sementes germinem dentro de uma faixa ampla de temperatura, elas geralmente não germinarão abaixo ou acima de uma certa faixa específica de temperatura para a espécie. A temperatura mínima para muitas espécies está entre 0 e 5°C; a máxima, entre 45 e 48°C; e a faixa ótima, entre 25 e 30°C.

Algumas sementes não germinam mesmo quando as condições externas são favoráveis. Tais sementes são ditas **dormentes**. As causas mais comuns de dormência nas sementes são a imaturidade fisiológica do embrião e a impermeabilidade do tegumento à água e, algumas vezes, ao oxigênio. Algumas sementes fisiologicamente imaturas, antes de germinarem, devem sofrer uma série complexa de mudanças bioquímicas e enzimáticas, coletivamente chamadas **pós-maturação**. Em regiões temperadas, a pós-maturação é desencadeada pelas baixas temperaturas do inverno. Então, a necessidade de um período de pós-maturação ajuda a evitar a germinação da semente durante o período rigoroso do inverno, quando seria improvável que a mesma sobrevivesse.

A dormência é de grande valor para a sobrevivência da planta. Como no exemplo da pós-maturação, ela é um meio que assegura as condições favoráveis para o crescimento da plântula quando ocorrer a germinação. Algumas sementes devem passar pelos intestinos de pássaros ou mamíferos antes de germinarem, o que resulta na dispersão mais ampla da espécie. Outras, de espécies desérticas, germinam somente quando inibidores dos seus tegumentos são lixiviados pela chuva; esta adaptação assegura que a semente só germinará durante aqueles raros intervalos, quando a chuva desértica fornece água suficiente para a plântula amadurecer. De modo similar, outras sementes devem ser rachadas mecanicamente, como por acrobacias na água impetuosa do leito de um rio pedregoso. Ainda, outras sementes permanecem dormentes em cones ou frutos até que o calor ou o fogo liberteas. A vegetação do tipo climático mediterrâneo da comunidade chaparral da Califórnia, dominada pela *manzanita (Arctostaphylos)*, é dependente do fogo para persistir por longo período em qualquer lugar, porque o fogo induz a germinação das sementes da *manzanita* (Fig. 20.5). Finalmente, as sementes das espécies que vivem em clareiras de florestas dependem da morte de uma árvore do dossel ou de alguma outra perturbação para formar uma abertura no dossel antes de elas germinarem. Conseqüentemente, as estratégias de germinação das plantas estão intimamente associadas a problemas ecológicos que existem em seus habitats particulares. (Ver Cap. 26, para posterior discussão sobre dormência nas sementes.)

Do Embrião à Planta Adulta

Quando ocorre a germinação, a primeira estrutura a emergir na maioria das sementes é a radícula, ou raiz embrionária; esta possibilita à plântula em desenvolvimento fixar-se no solo e absorver água. À medida que esta primeira raiz, chamada **raiz primária**, cresce, ela forma ramificações ou **raízes laterais** e estas raízes, por sua vez, podem originar raízes laterais adicionais. Deste modo, desenvolve-se um sistema radicular muito ramificado. Geralmente, a raiz primária nas monocotiledôneas tem vida curta e o sistema radicular da planta adulta se desenvolve a partir de



20.5
Manzanita (Arctostaphylos viscida) *da comunidade chaparral da Califórnia. As sementes de vida longa da* manzanita *permanecem viáveis no solo por anos. A escarificação ou quebra do tegumento da semente pelo fogo ou outros meios é necessária para quebrar a dormência e induzir a germinação.*

raízes adventícias, que surgem nos nós (regiões do caule onde as folhas são presas) e então produzem raízes laterais. ("Adventícias" refere-se a estruturas que surgem fora do seu lugar comum, como as raízes que surgem dos caules ou das folhas. As raízes geralmente surgem de outras raízes.)

A maneira pela qual o eixo caulinar emerge da semente durante a germinação varia de espécie para espécie. Por exemplo, depois que a raiz emerge da semente do feijão *(Phaseolus vulgaris)*, o hipocótilo alonga-se e encurva-se no processo (Fig. 20.1a). Assim, a delicada extremidade do eixo caulinar é protegida de injúria por ser puxada ao invés de ser empurrada no solo. Quando a dobra ou gancho, como é *chamado*, alcança a superfície do solo, ela se torna ereta e puxa os cotilédones e a plúmula para o ar. Este tipo de germinação de semente, na qual os cotilédones são levados acima do nível do solo, é chamada *epígea*. Durante a germinação e subseqüente desenvolvimento da plântula, as substâncias armazenadas nos cotilédones são digeridas e os produtos são transportados para os órgãos em crescimento da planta jovem. Os cotilédones diminuem gradualmente de tamanho, murcham e geralmente caem. Nessa altura, a plântula está *estabelecida*, isto é, não mais depende dos nutrientes de reserva da semente para sua alimentação. A plântula é agora um organismo autotrófico fotossintetizante.

Reprodução Vegetativa: Alguns Meios e

As formas de reprodução vegetativa nas plantas são muitas e variadas. Algumas plantas se reproduzem por meio de estolhos ou estolões — caules delgados longos que crescem ao longo da superfície do solo. No morango cultivado (*Fragaria ananassa*), por exemplo, as folhas, flores e raízes são produzidas em cada nó do estolho. Exatamente depois do segundo nó, a extremidade do estolho levanta-se e torna-se intumescida. Esta porção intumescida produz primeiro raízes adventícias e então um novo eixo caulinar, que dá continuidade ao estolho.

Caules subterrâneos, ou rizomas, são também estruturas reprodutoras importantes, particularmente nas gramíneas e ciperáceas. Os rizomas invadem áreas próximas à planta-mãe e cada nó pode dar origem a um novo eixo caulinar, que floresce. A característica nociva de muitas ervas daninhas resulta do seu tipo de padrão de crescimento, e muitas plantas de jardins, tais como a íris, são propagadas quase que totalmente por rizomas. Cormos, bulbos e tubérculos são especializados em reserva e reprodução. A batatinha é propagada artificialmente por segmentos do tubérculo, cada um com um ou mais "olhos". São os olhos dos "fragmentos sementes" da batata * que dão origem à nova planta.

As raízes de algumas plantas — como por exemplo cereja, maçã, framboesa e amora — produzem "rebentos" ou brotos que dão origem a novas plantas. Variedades comerciais de banana não produzem sementes e são propagadas por rebentos que se desenvolvem de gemas de caules subterrâneos. Se a raiz de um dente-de-leão for quebrada e alguém tentar puxá-la do solo, cada fragmento de raiz dará origem a uma nova planta.

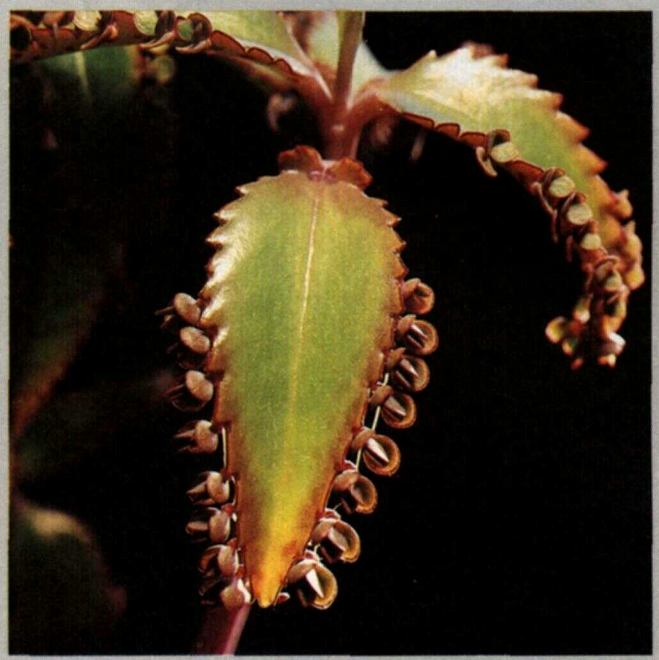
Em poucas espécies, também as folhas são reprodutoras. Um exemplo é a planta de interior *Kalanchoë daigremontiana*, familiar a muitos americanos como *maternity plant* ou *mother of thousands*. Os nomes populares desta planta são baseados no fato de numerosas plantinhas surgirem dos tecidos meristemáticos localizados em reentrâncias ao longo das margens das folhas. A *maternity plant* é propagada, geralmente, por meio dessas pequenas plantas, as quais, quando estão maduras, caem ao solo e enraízam. Outro exemplo de propagação vegetativa é fornecido pela *walking fern* (*Asplenium rhizophyllum*), na qual formam-se plantas jovens onde as extremidades foliares tocam o solo.

Em certas plantas, incluindo-se alguns citros, certas gramíneas (tais como *Kentucky bluegrass*, *Poa pratensis*, que é comentada no Cap. 9) e o dente-de-leão, os embriões das sementes podem ser produzidos assexuadamente, a partir da planta-mãe. Este é um tipo de reprodução vegetativa conhecido como apomixia. As sementes produzidas por este caminho

A germinação da mamona (*Ricinus communis*) (Fig. 20.1b) é semelhante, essencialmente, à do feijão, exceto que na mamona os nutrientes de reserva são encontrados no endosperma. À medida que o gancho se torna ereto, o endosperma e geralmente o tegumento da semente são levados para cima juntamente com os cotilédones e a plúmula. Durante este período, os alimentos digeridos do endosperma são absorvidos pelos cotilédones e são transportados para os órgãos em crescimento da plântula. Em ambos, feijão e mamona, os cotilédones tornam-se verdes mediante exposição à luz, mas não têm função fotossintetizante importante. Em algumas plantas, tais como a aboboreira (*Cucurbita maxima*), os cotilédones tornam-se órgãos fotossintetizantes importantes.

Maneiras

(a)



(b)

(c)

(a) *O morango* (Fragaria ananassa) *é propagado assexuadamente por estolões. O morangueiro também produz flores e se reproduz sexuadamente.* (b) Kalanchoë daigremontiana, *mostrando pequenas plantas que surgiram em reentrâncias ao longo das margens da folha.* (c) *O* walking fern (Asplenium rhizophyllum), *mostrando a maneira de as folhas enraizarem em suas extremidades e produzirem novas plantas. Deste modo, a samambaia é capaz de formar amplas colônias de plantas geneticamente idênticas.*

originam indivíduos que são geneticamente idênticos às suas mães, fornecendo outro exemplo de reprodução assexuada.

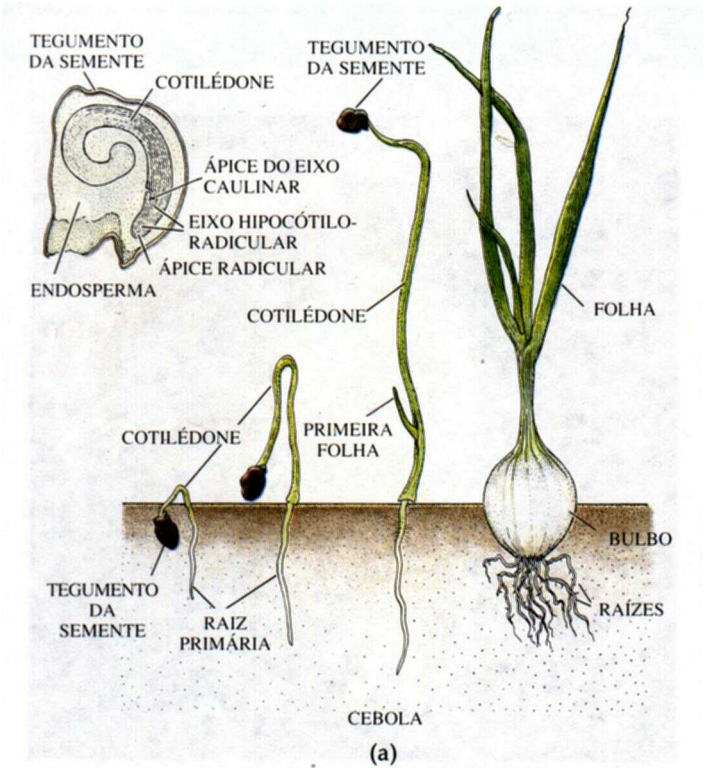
Em geral, a reprodução assexuada permite a replicação exata de indivíduos que estão especialmente bem situados em um certo ambiente ou habitat. Esta adequação pode incluir características que são vistas como desejáveis em uma planta cultivada ou que facilitam a sobrevivência sob um conjunto específico de condições do ambiente.

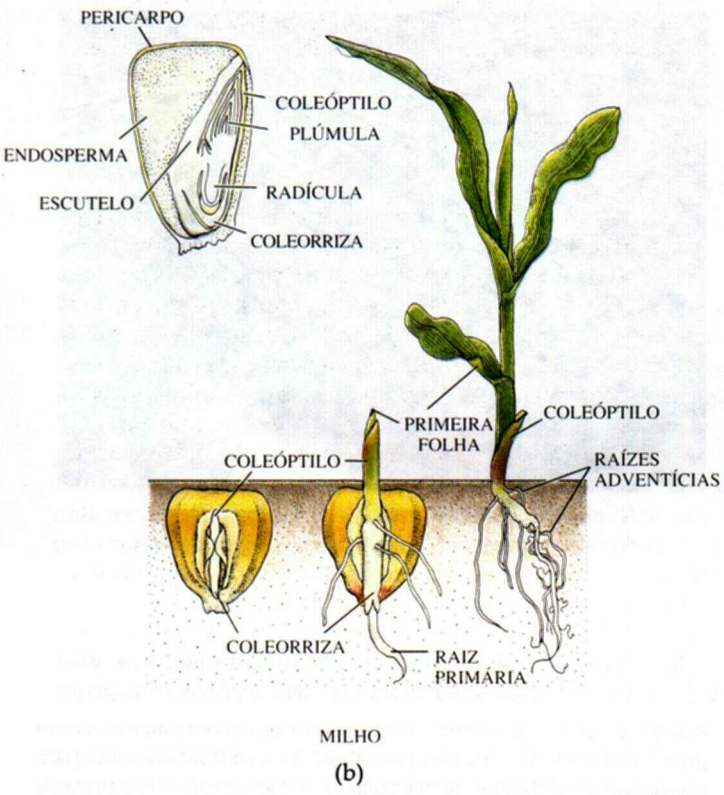
*N.T.: "Fragmentos sementes" da batata ou simplesmente "batata-semente".

Na ervilha (*Pisum sativum*), o epicótilo é a estrutura que se alonga e forma o gancho. À medida que o epicótilo se torna ereto, a plúmula é erguida acima da superfície do solo. Os cotilédones permanecem no solo (Fig. 20.1c), onde geralmente se decompõem. Este tipo de germinação de semente, na qual os cotilédones permanecem dentro do solo, é chamada *hipógea*.

Na grande maioria das sementes das monocotiledôneas, as substâncias de reserva são encontradas no endosperma. Em sementes de monocotiledôneas relativamente simples, tais como as da cebola (*Allium cepa*), é o único cotilédone tubular que emerge da semente e forma o gancho (Fig. 20.6a). Quando o cotilédone se torna ereto, ele eleva o tegumento da semente e o endosperma incluso. Durante este período, e por algum tempo subseqüente, o embrião obtém grande parte do seu alimento do endosperma por meio do cotilédone. Além disso, o cotilédone verde da cebola funciona como uma folha fotossintetizante, contribuindo significativamente para o suprimento alimentar da plântula que se desenvolve. Em breve, a plúmula, encerrada dentro da base protetora do cotilédone semelhante a uma bainha, alonga-se e emerge do cotilédone.

Nosso último exemplo de desenvolvimento de plântula é fornecido pelo milho (*Zea mays*), uma monocotiledônea que tem um embrião altamente diferenciado (Fig. 20.7). Ambas, radícula e plúmula, são encerradas em estruturas semelhantes a bainhas, a coleorriza e o coleóptilo, respectivamente. A coleorriza é a primei-





20.6
Sementes e estágios da germinação de algumas monocotiledôneas comuns: (a) *cebola* (Allium cepa) *e* (b) *milho* (Zea mays). *Ambas as sementes são mostradas em seção longitudinal. A germinação da semente na cebola é epígea; no milho, é hipógea.*

ra estrutura a crescer através do pericarpo (parede do ovário maduro) do grão de milho. (No milho, os tegumentos se desintegram durante o desenvolvimento da semente e do fruto, e, conseqüentemente, o pericarpo funciona como o "tegumento da semente".) A coleorriza é então seguida pela radícula, ou raiz primária, que se alonga muito ligeiro e rapidamente penetra a bainha (Fig. 20.6b). Após a raiz primária emergir, o coleóptilo é empurrado para cima por alongamento do primeiro **entrenó**, chamado *mesocótilo*. (Um entrenó é a região do caule entre dois nós sucessivos.) Quando a base do coleóptilo alcança a superfície do solo, suas extremidades se afastam no ápice e as primeiras folhas da plúmula começam a emergir. Além da raiz primária, duas ou mais raízes seminais adventícias, que surgem do nó cotiledonar, crescem através do pericarpo e então curvam-se para baixo.

Independentemente da maneira pela qual o eixo caulinar emerge da semente, a atividade do seu meristema apical resulta na formação de uma seqüência ordenada de folhas, nós e entrenós. O meristema apical dos caules que se desenvolve nas axilas foliares (os ângulos superiores entre folhas e caules) produz eixos caulinares axilares e estes, por sua vez, podem formar eixos caulinares axilares adicionais.

20.7
Secção longitudinal do grão maduro, ou cariopse do milho (Zea mays). *Por comparação com o diagrama do grão de milho na Fig. 20.6b e com as fotomicrografias do grão e embrião do trigo* (Triticum aestivum) *na Fig. 20.2, você será capaz de identificar o pericarpo, o endosperma e várias partes do embrião. Embriões dos grãos comumente contêm duas ou mais raízes adventícias seminais (semente). Uma raiz adventícia seminal pode ser vista nesta secção (seta). Embora inicialmente direcionadas para cima, estas raízes tornam-se inclinadas para baixo com o crescimento posterior.*

Trigo: Pão e Farelo

Como todas as gramíneas, o trigo do pão (*Triticum aestivum*) é uma monocotiledônea, e seu fruto — o grão ou cariopse — tem uma semente. O endosperma e o embrião são circundados por camadas de cobertura compostas pelo pericarpo e resíduos do tegumento da semente. O endosperma representa mais de 80% do volume do cariopse do trigo. A camada mais externa do endosperma, chamada camada de aleurona, contém reserva de proteína e lipídio. A camada de aleurona circunda o endosperma amiláceo, bem como o embrião.

A farinha é feita do amido do endosperma. Na moagem do trigo, o farelo — que consiste nas camadas de cobertura e camada de aleurona — é removido. O farelo constitui, realmente, cerca de 14% do cariopse. O farelo diminui, realmente, um pouco do valor nutricional do cariopse do trigo, porque ele é na maior parte celulósico, não podendo ser digerido pelos humanos, e tende a acelerar a passagem do alimento através do trato intestinal, resultando em menor absorção. O embrião (germe de trigo), que representa cerca de 3% do cariopse, é também removido, porque seu alto teor em óleo reduz o tempo que a farinha pode ser estocada. O farelo e o germe de trigo, que contêm a maioria das vitaminas encontradas no mesmo, estão sendo usados mais e mais para consumo humano, bem como para forragem de animais domésticos.

Há poucos anos, o farelo de aveia (*Avena sativa*) tornou-se um item de alimento popular entre pessoas saudáveis em muitas regiões do mundo. Resultados de pesquisas indicam que o farelo de aveia, como parte de uma dieta baixa em gordura, pode ajudar a reduzir a quantidade de colesterol no sangue. Aparentemente, as fibras solúveis em água encontradas no farelo de aveia formam um gel no intestino delgado que prende o colesterol e impede que ele seja reabsorvido na circulação sanguínea. Ao invés disso, o colesterol preso é excretado com outros resíduos corporais. O colesterol é também reduzido pela ação de fibras solúveis em água encontradas no farelo de arroz (*Oryza sativa*) e de cevada (*Hordeum vulgare*).

O período desde a germinação até a plântula estabelecer-se como um organismo independente constitui a fase crucial na história da vida da planta. Durante este período, ela é mais suscetível a injúria por uma grande variedade de insetos daninhos e fungos parasitas, e o estresse hídrico, rapidamente, pode ser fatal.

Este tipo de crescimento do sistema radicular e do eixo caulinar é chamado crescimento vegetativo (ver o quadro anteriormente). Geralmente, um ou mais dos meristemas apicais vegetativos do sistema caulinar transforma-se num meristema apical reprodutivo ou numa inflorescência (aglomerado de flores). Quando as flores são formadas, a planta está preparada para a reprodução sexuada.

Resumo

As sementes das plantas floríferas consistem em um embrião, um tegumento e substâncias de reserva. Quando completamente formado, o embrião consiste, basicamente, em um eixo hipocótilo-radicular que contém também um ou dois cotilédones e um meristema apical no ápice do eixo caulinar e no ápice da raiz. Os cotilédones da maioria das dicotiledôneas são suculentos e contêm as substâncias de reserva da semente. Em outras dicotiledôneas e na maioria das monocotiledôneas, o alimento é estocado no endosperma e os cotilédones funcionam para absorver compostos mais simples que resultam da digestão daquele alimento. Os compostos mais simples são, então, transportados para regiões de crescimento do embrião.

Durante o desenvolvimento do embrião, a partir do zigoto, o sistema caulinar e a raiz da planta jovem são iniciados como uma estrutura contínua. Através de uma progressão de divisões ordenadas, o embrião se diferencia em um suspensor e um embrião propriamente dito, dentro do qual os meristemas primários — os precursores da epiderme, tecido fundamental e tecidos vasculares — são formados. O desenvolvimento dos cotilédones pode começar durante ou antes do início dos meristemas primários.

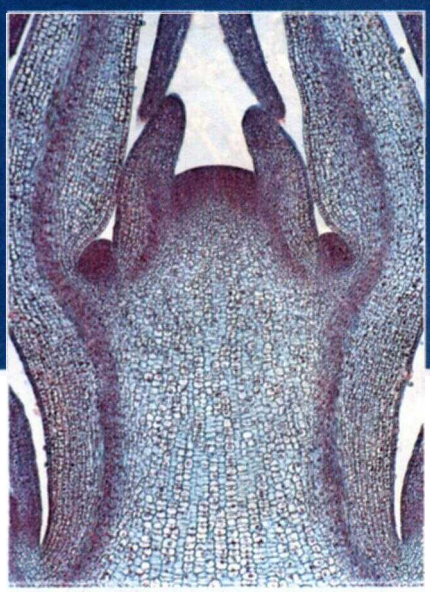
À medida que o embrião se desenvolve, a adição de novas células é gradualmente restrita aos meristemas apicais. A germinação da semente — reinício do crescimento do embrião — depende de fatores ambientais, incluindo a água, o oxigênio e a temperatura. Muitas sementes devem passar por um período de dormência antes de serem capazes de germinar.

A raiz é a primeira estrutura a emergir da maioria das sementes em germinação, capacitando a plântula a fixar-se no solo e absorver água. A maneira pela qual o eixo caulinar emerge da semente varia de espécie para espécie. Muitas dicotiledôneas formam uma dobra ou gancho, em seus hipocótilos ou epicótilos. À medida que o gancho torna-se ereto, a delicada extremidade do eixo caulinar é puxada para fora do solo. Conseqüentemente, por esta maneira, a delicada extremidade do eixo caulinar fica protegida de injúria que deveria ocorrer em caso contrário, onde a mesma seria puxada através do solo.

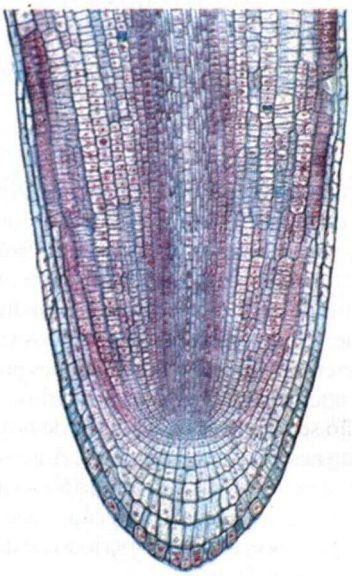
Após um período de crescimento vegetativo, um ou mais meristemas apicais do sistema caulinar tornam-se meristemas apicais reprodutivos, os quais se desenvolvem em flores ou inflorescências.

CAPÍTULO 21

Células e Tecidos do Corpo Vegetal



(a)



(b)

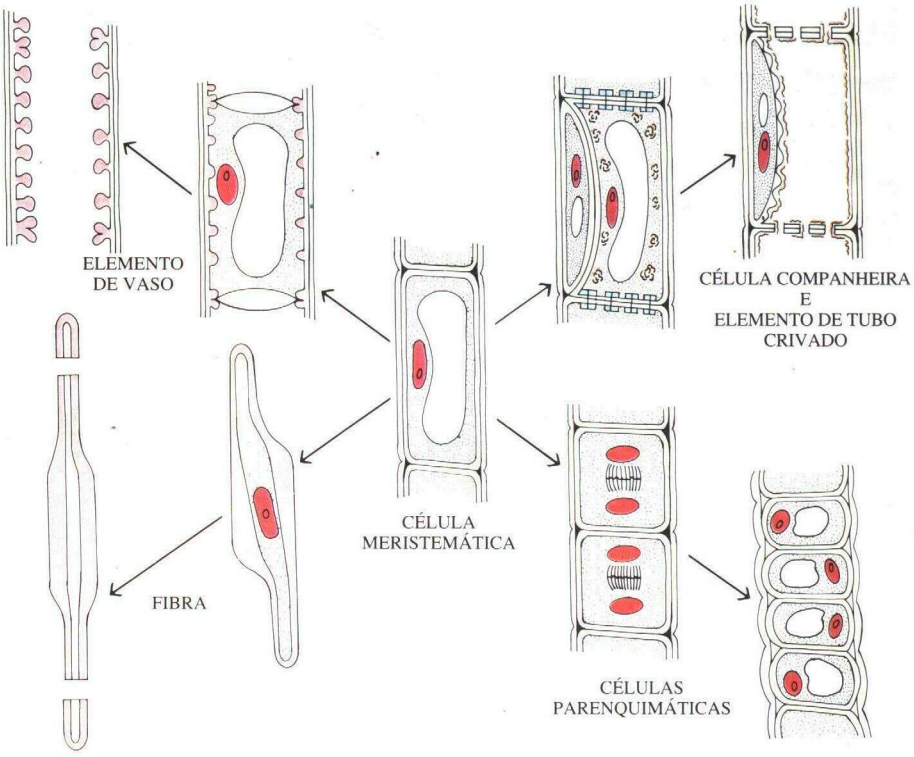
21.1
Secção longitudinal da (a) *extremidade do sistema caulinar do lilás* (Syringa vulgaris) *e da* (b) *extremidade radicular do rabanete* (Raphanus sativus), *mostrando os meristemas apicais. Primórdios de folhas e gemas axilares estão presentes em* (a). *Em* (b) *uma coifa cobre o meristema apical.*

Seguindo-se ao desenvolvimento do embrião, a formação de novas células, tecidos e órgãos torna-se restrita quase que inteiramente aos meristemas — os tecidos perpetuamente jovens que exercem a função central no crescimento. Conforme discutido no Cap. 1, há dois tipos principais de meristemas — os meristemas apicais e os meristemas laterais. Os meristemas apicais estão envolvidos principalmente com a extensão do corpo da planta; eles são encontrados nas extremidades dos sistemas caulinares e das raízes (Fig. 21.1). Este tipo de crescimento é chamado **crescimento primário**, durante o qual são formados os tecidos primários. A região do corpo vegetal formada por esses tecidos é chamada corpo primário vegetal.

Os meristemas laterais, o **câmbio vascular** e o **câmbio da casca,** produzem os tecidos secundários, que compõem o corpo secundário da planta. O câmbio vascular produz xilema secundário e floema secundário; o câmbio da casca produz, principalmente, súber.

Nos meristemas apicais e laterais, certas células são capazes de se dividir repetidamente; depois de cada divisão uma das células-filhas permanece no meristema, enquanto que a outra torna-se uma nova célula do corpo. As células que permanecem no meristema são chamadas **iniciais;** suas células-filhas são chamadas **derivadas.** É importante notar que as iniciais e suas derivadas não são inerentemente diferentes umas das outras. Uma célula que atua como uma inicial aparentemente assim o será, devido à sua posição no meristema, posição esta que pode ser suplantada por uma derivada, a qual então pode funcionar como uma inicial. Geralmente as derivadas dividem-se uma ou mais vezes antes de começarem a se diferenciar em um tipo específico de célula. Conseqüentemente, o meristema inclui as iniciais e suas derivadas imediatas.

A divisão celular não é limitada aos meristemas apicais e laterais. Por exemplo, a protoderme, o procâmbio e o meristema fundamental, que são tecidos parcialmente diferenciados, são chamados meristemas primários porque (1) eles dão origem aos tecidos primários e (2) muitas de suas células permanecem meristemáticas por algum tempo antes de começarem a se diferenciar em tipos específicos de células. Com exceção do seu início no embrião propriamente dito durante a embriogênese, os meristemas primários são derivados dos meristemas apicais.



21.2
Diagrama ilustrando alguns dos tipos de células que podem originar-se de uma célula meristemática do procâmbio ou do câmbio vascular. A célula meristemática representada aqui, com um único e amplo vacúolo, é típica das células meristemáticas do câmbio vascular.

O crescimento do corpo da planta envolve divisão e expansão celular. O tamanho das células aumenta à medida que se progride dos tecidos meristemáticos mais jovens para os mais velhos; geralmente o fator principal envolvido no aumento do tamanho de determinada região da raiz, caule ou folha é a expansão celular.

Diferenciação — processo pelo qual células que têm constituição genética idêntica tornam-se diferentes umas das outras e das células meristemáticas a partir das quais elas se originaram — geralmente inicia-se enquanto a célula está ainda se expandindo. Na maturidade, quando a diferenciação é completa, algumas células são vivas e outras são mortas. Estas células vivas e mortas incluem muitos tipos diferentes de células (Fig. 21.2). A maneira pela qual as células que têm uma origem comum tornam-se tão diferentes é considerada, geralmente, uma das questões cruciais da biologia moderna. Alguns fatores envolvidos no controle da diferenciação celular foram discutidos no Cap. 8 e no Cap. 25.

No corpo da planta, padrões básicos de tecidos são estabelecidos pela atividade meristemática precoce. A forma da planta e organização de seus tecidos são influenciadas grandemente pela divisão e expansão celular. A aquisição de uma forma particular ou configuração é conhecida como **morfogênese** (da palavra grega *morphe,* que significa "forma", e da palavra latina *generare*, que significa "criar").

Os Sistemas de Tecidos

Os botânicos há muito reconheceram que os principais tecidos das plantas vasculares estão organizados em amplas unidades em todos os órgãos vegetais. Estes grupos de tecidos são conhecidos como **sistemas de tecidos** e sua presença na raiz, caule e folha revela a similaridade básica dos órgãos e a continuidade do corpo da planta. Os três sistemas de tecidos são: (1) o básico ou **sistema fundamental**, (2) o **sistema vascular** e (3) o **sistema dérmico**. Conforme comentado no Cap. 20, os sistemas de tecidos são iniciados durante o desenvolvimento do embrião, onde eles são representados pelos meristemas primários — meristema fundamental, procâmbio e protoderme, respectivamente.

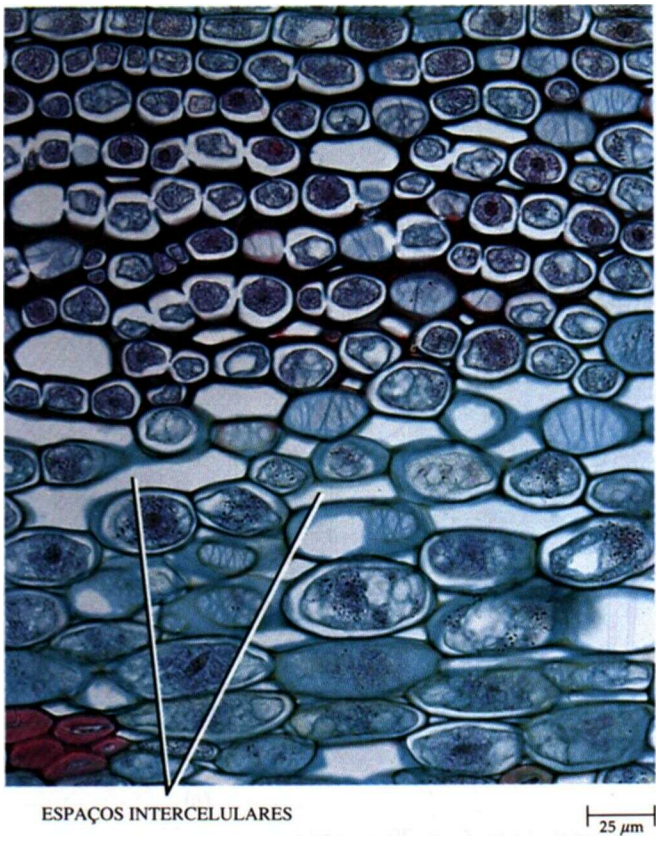
O sistema fundamental consiste em três tecidos fundamentais, chamados parênquima, colênquima e esclerênquima. O parênquima sem dúvida é o tecido fundamental mais comum. O sistema vascular consiste em dois tecidos condutores — xilema e floema. O sistema dérmico é representado pela epiderme, que é o revestimento protetor externo do corpo primário da planta, e mais tarde pela periderme, no corpo secundário do vegetal.

Os Tecidos e suas Células Componentes

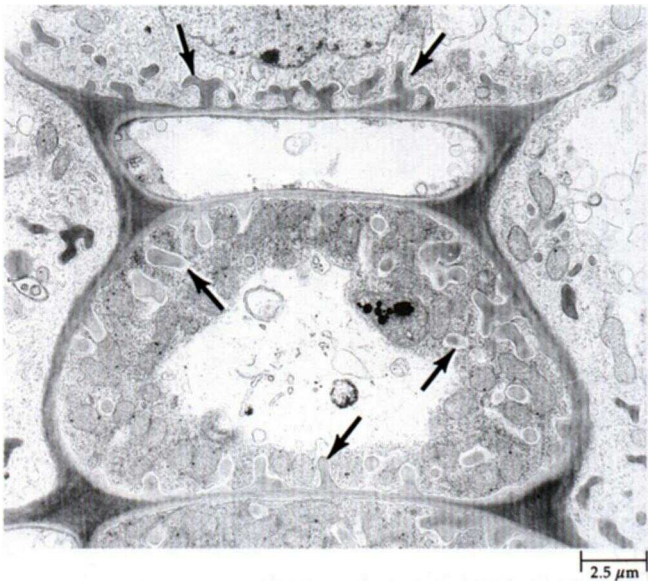
Os tecidos podem ser definidos como grupos de células que são estruturalmente e/ou funcionalmente distintos. Os tecidos compostos de somente um tipo de célula são chamados **tecidos simples**, enquanto aqueles compostos de dois ou mais tipos de células são chamados **tecidos complexos**. O parênquima, o colênquima e o esclerênquima são tecidos simples; o xilema, o floema e a epiderme são tecidos complexos.

PARÊNQUIMA

O **tecido parenquimático** é composto por **células de parênquima**. No corpo primário da planta, as células de parênquima ocorrem comumente como massas contínuas — como tecido parenquimático — no córtex dos caules (Fig. 21.3) e raízes, na medula dos caules, no mesofilo foliar (ver Fig. 21.27) e na polpa dos frutos. O parênquima ocorre também como cordões verticais de células nos tecidos vasculares primários e secundários e como cordões horizontais chamados **raios** nos tecidos vasculares secundários (ver Cap. 24).



21.3
Secção transversal do córtex de um caule do sabugueiro (Sambucus canadensis), *mostrando células de colênquima com paredes irregularmente espessadas (acima) e células de parênquima (abaixo). As áreas claras entre as células são os espaços intercelulares. Em algumas células parenquimáticas, um entrelaçamento de linhas é visível nas paredes frontais. As áreas claras no entrelaçamento são campos de pontoação, que são áreas delgadas das paredes.*



21.4
Secção transversal de uma porção do floema de nervura de calibre pequeno de uma folha de Senecio, *mostrando células de transferência com suas numerosas invaginações (setas) circundando um elemento crivado ou célula condutora de alimento.*

Caracteristicamente vivas na maturidade, as células parenquimáticas são capazes de se dividir, e embora suas paredes sejam geralmente primárias, algumas células parenquimáticas têm também paredes secundárias. Devido à sua capacidade de divisão, as células parenquimáticas que têm apenas paredes primárias desempenham um papel importante na regeneração e cicatrização de ferimentos. São estas células que iniciam estruturas adventícias, tais como raízes adventícias em estacas caulinares. As células parenquimáticas estão envolvidas em atividades como fotossíntese, reserva e secreção — atividades que dependem de protoplasto vivo. Células parenquimáticas também podem atuar no movimento da água e transporte de substâncias de reserva nas plantas.

Células de Transferência

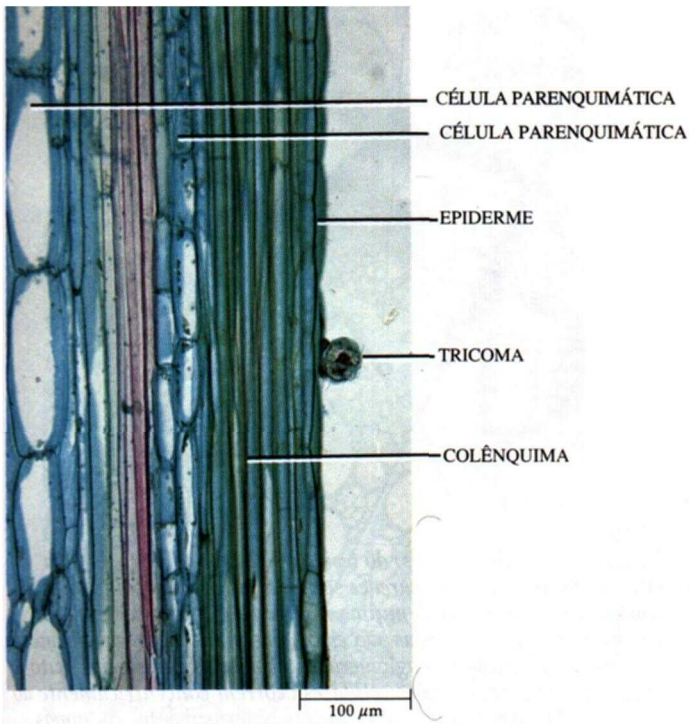
Considerável atenção tem sido dada a um tipo especial de célula parenquimática que contém invaginações * da parede celular, que geralmente aumenta muito a área da membrana plasmática (Fig. 21.4). Admite-se que estas células parenquimáticas, chamadas **células de transferência**, desempenhem um papel importante na transferência de solutos a curtas distâncias. Sua presença é geralmente relacionada com a existência de fluxos intensos de solutos — nas direções para dentro (absorção) ou para fora (secreção) — através da membrana plasmática.

As células de transferência são excessivamente comuns e provavelmente exercem função similar através do corpo da planta. Elas ocorrem em associação com o xilema e o floema das nervuras pequenas ou de menor calibre, nos cotilédones e nas folhas de muitas dicotiledôneas herbáceas. As células de transferência são também associadas com o xilema e o floema dos traços foliares nos nós das dicotiledôneas e monocotiledôneas. Além disso, elas são encontradas em vários tecidos das estruturas de reprodução (placenta, saco embrionário, endosperma) e em várias estruturas glandulares (nectários, glândulas de sal, glândulas das plantas carnívoras). Cada uma dessas localidades é um sítio em potencial de transferência intensa de solutos a curta distância. As células de transferência também podem se formar por indução de estímulos externos, tais como infecção por nematóide, em uma planta que normalmente não as formaria.

COLÊNQUIMA

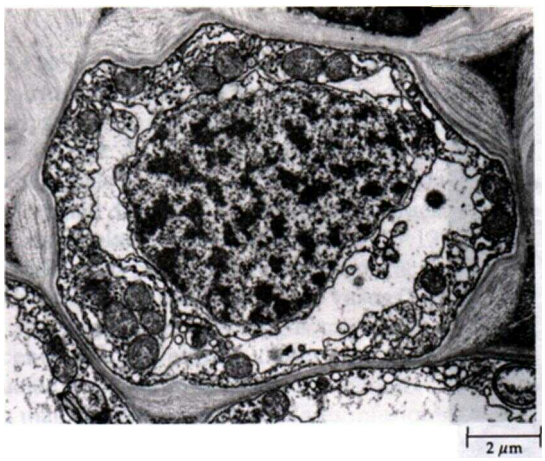
O **tecido colenquimático** é composto por **células de colênquima**, as quais, como as células de parênquima, são vivas na maturidade (Figs. 21.3 e 21.5 até 21.7). O tecido colenquimático comumente ocorre em cordões discretos ou como cilindros contínuos abaixo da epiderme nos caules e pecíolos (pedúnculos das folhas). Ele é também encontrado contornando as nervuras das folhas nas dicotiledôneas. (Os "barbantes" da superfície externa dos pedúnculos do aipo, ou pecíolos, consistem quase que inteiramente em colênquima.) As células colenquimáticas são tipicamente alon-

*NT. A parede celular das células de transferência forma *protuberâncias;* a membrana plasmática é que sofre invaginações como consequência da formação das protuberâncias.

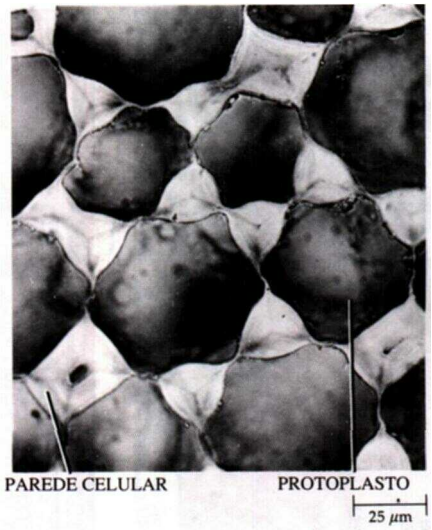


21.5
Secção longitudinal mostrando células alongadas do colênquima do caule da aboboreira (Cucurbita maxima). *O tricoma é um apêndice da epiderme; vários tipos de tricomas são mostrados nas Figs. 21.24 e 21.26.*

gadas (Fig. 21.5) e contêm espessamentos irregulares, paredes primárias não lignificadas, o que torna essas células especialmente bem adaptadas para o suporte de órgãos jovens em crescimento (ver a descrição da parede primária no Cap. 2). O nome *colênquima* deriva da palavra grega *kolla*, que significa "cola",



21.6
Elétron-micrografia de transmissão da secção transversal de uma célula madura do colênquima de um filete do estame do trigo (Triticum aestivum). *Observe o conteúdo protoplasmático e o espessamento irregular da parede celular.*



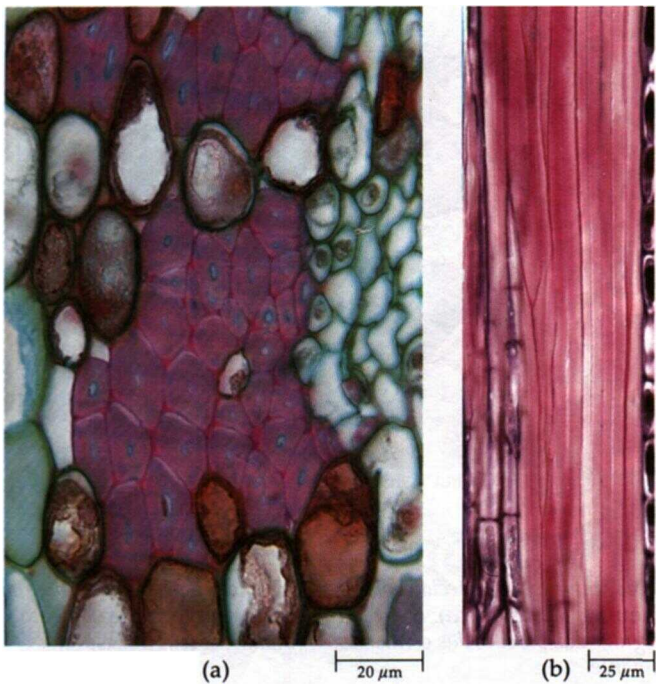
21.7
Secção transversal do tecido colenquimático de um pecíolo do ruibarbo (Rheum rhabarbarum). *No tecido fresco como este o espessamento irregular das paredes das células colenquimáticas tem um aspecto brilhante.*

a qual se refere às paredes brilhantes e espessadas, características das células, no tecido fresco (Fig. 21.7). As paredes das células do colênquima são prontamente distendidas e assim oferecem relativamente pouca resistência ao alongamento da região da planta na qual elas se encontram. Ainda, devido às células colenquimáticas serem vivas na maturidade, elas podem continuar a desenvolver paredes espessadas flexíveis enquanto o órgão está se alongando.

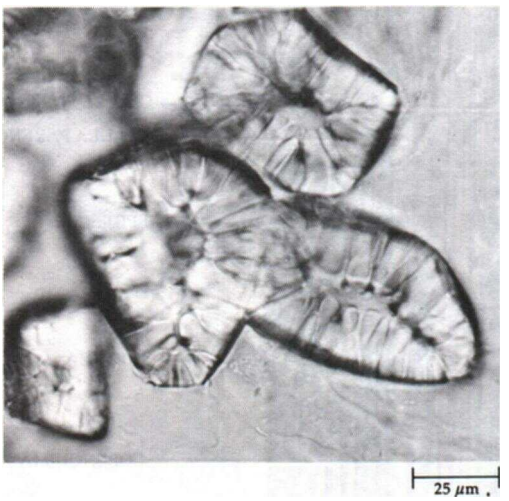
ESCLERÊNQUIMA

O **tecido esclerenquimático** é composto por células de esclerênquima, as quais podem desenvolver-se em qualquer região do corpo primário e secundário da planta; estas células geralmente são desprovidas de protoplastos na maturidade. O termo esclerênquima é derivado do grego *skleros*, que significa "duro", e a característica principal das células esclerenquimáticas são as paredes secundárias espessadas e lignificadas. Devido a essas paredes, as células esclerenquimáticas são elementos importantes na resistência e sustentação nas regiões da planta que cessaram o alongamento (ver a descrição da parede secundária no Cap. 2).

São reconhecidos dois tipos de células esclerenquimáticas: as **fibras** e as **esclereídes**. As fibras são geralmente células longas e delgadas que ocorrem comumente em cordões ou feixes (Fig. 21.8). As chamadas fibras liberianas — tais como o cânhamo, a juta e o linho — são provenientes de caules de dicotiledôneas. Outras fibras economicamente importantes, como o cânhamo de Manila, são extraídas de folhas de monocotiledôneas. As esclereídes são variáveis na forma e são, geralmente, ramificadas (Fig. 21.9), mas quando comparadas com a maioria das fibras, as esclereídes são células relativamente curtas. As esclereídes podem ocorrer isoladas ou em grupos por todo o tecido fundamental. Elas formam o tegumento de muitas sementes, as cascas das nozes, o caroço (endocarpo) das drupas e fornecem à pêra sua textura empedrada (Fig. 21.10).



21.8
Fibras do floema primário do caule da tília (Tilia americana), *vista aqui em* (a) *secção transversal e* (b) *longitudinal. As paredes secundárias destas fibras longas, de paredes espessadas, contêm pontoações relativamente inconspícuas. Apenas porções do comprimento destas fibras podem ser vistas em* (b).

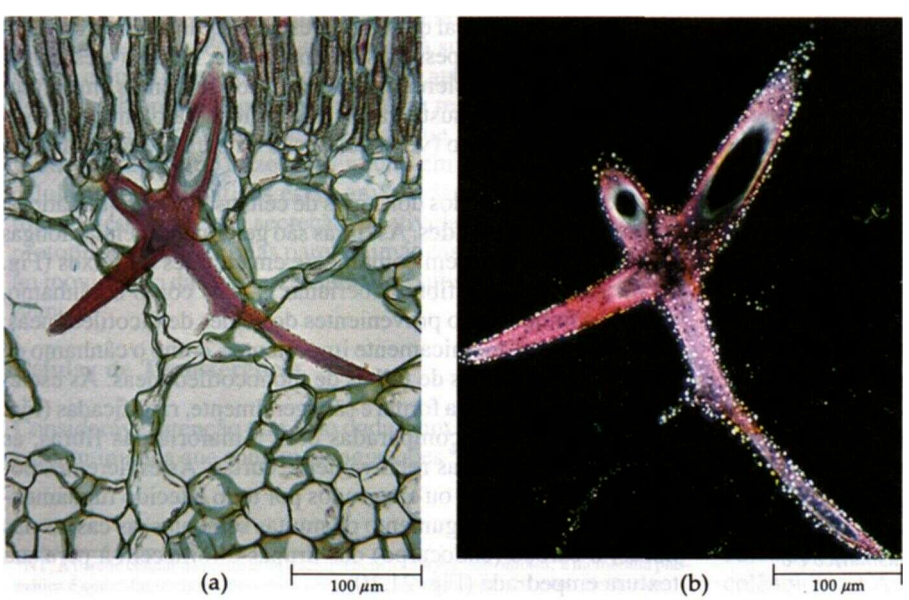


21.10
Esclereídes (células pétreas) do tecido suculento do fruto da pêra (Pyrus communis). *As paredes secundárias contêm pontoações conspícuas, simples, com muitas ramificações. Pontoações ramificadas tais como estas são chamadas pontoações ramiformes. Durante a formação dos aglomerados de células pétreas no fruto suculento da pêra, divisões celulares ocorrem concentricamente ao redor de algumas esclereídes formadas anteriormente. As novas células formadas diferenciam-se em células pétreas, sendo incorporadas ao aglomerado.*

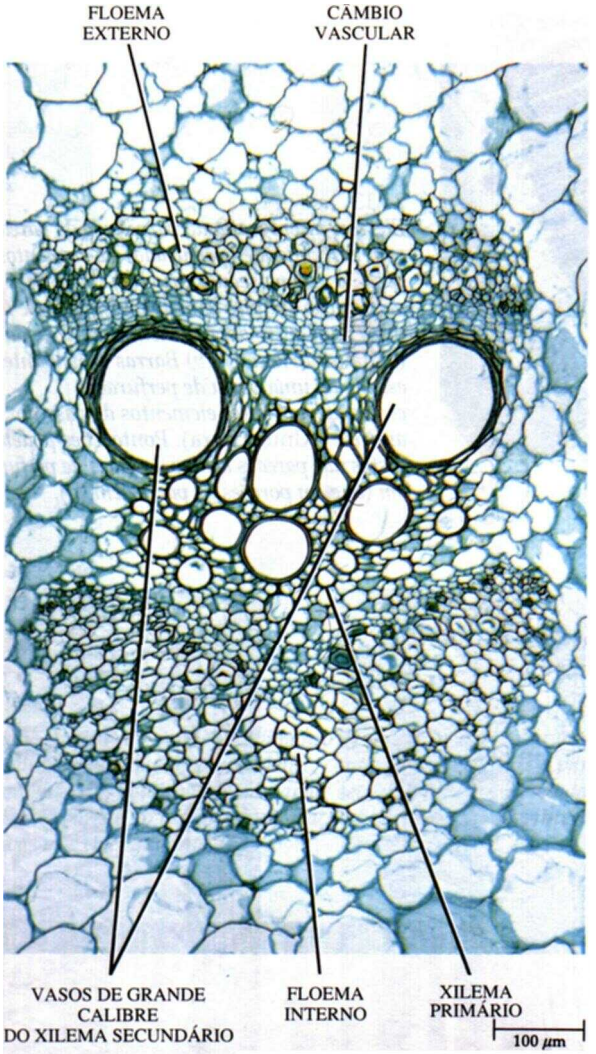
XILEMA

O **xilema** é o principal tecido condutor de água nas plantas vasculares. É também envolvido na condução de minerais, substâncias de reserva e sustentação. Junto com o floema, o xilema forma um sistema contínuo de tecido vascular que se estende pelo corpo da planta (Fig. 21.11). O xilema pode ser de origem primária ou secundária. O xilema primário é derivado do procâmbio e o xilema secundário é derivado do câmbio vascular (ver Cap. 24).

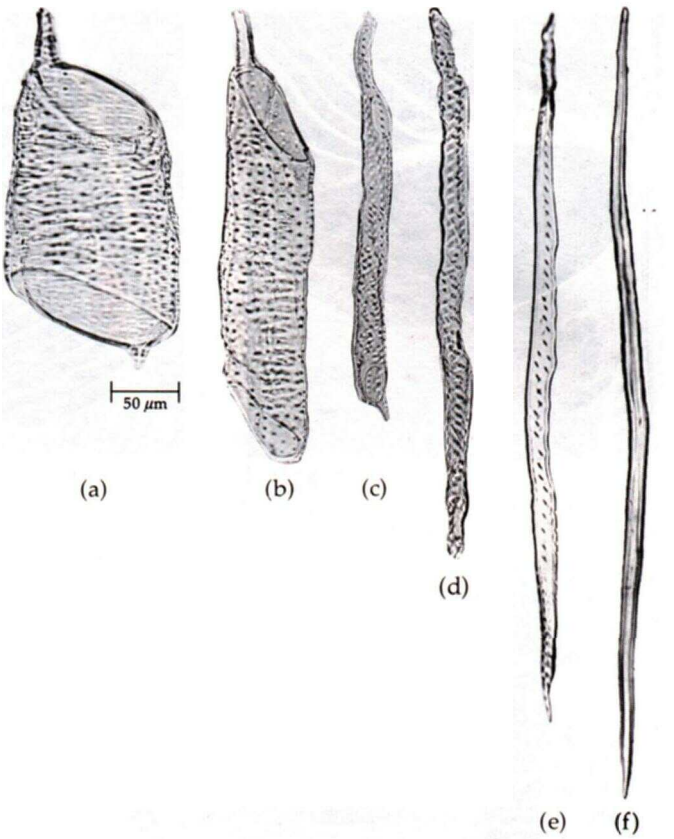
As principais células condutoras do xilema são os **elementos traqueais,** dos quais existem dois tipos, as **traqueídes** e os **elementos de vaso**. Ambos são células alongadas que têm paredes secundárias e ausência de protoplastos na maturidade, e ambos os tipos podem ter **pontoações** em suas paredes (Fig.



21.9
Esclereíde ramificada da folha do nenúfar (Nymphaea odorata) *vista* (a) *à luz comum e à* (b) *luz polarizada. Cristais pequenos, angulares e numerosos estão incluídos na parede desta esclereíde.*



21.11
Secção transversal de um feixe vascular do caule da aboboreira (Cucurbita maxima). *O floema ocorre em ambos os lados do xilema e foi instalado um câmbio vascular entre o floema externo e o xilema.*



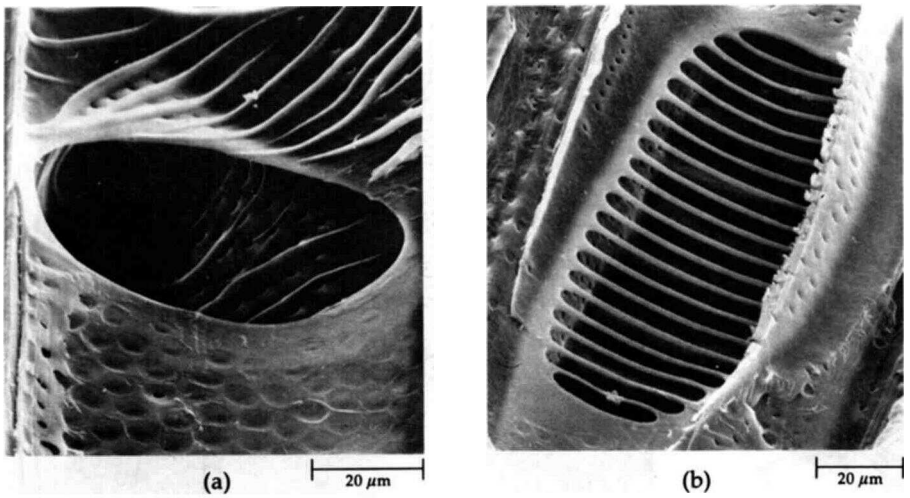
21.12
Tipos de células do xilema secundário ou lenho de uma árvore do carvalho (Quercus) *ilustrados a partir de tecido macerado (tecido em que os seus constituintes celulares foram separados) não corado.* (a) *e* (b) *Elementos de vaso largos.* (c) *Elemento de vaso estreito.* (d) *Traqueíde.* (e) *Fibrotraqueíde.* (f) *Fibra libriforme (o tipo de fibra mais longo no lenho do carvalho). Os pontos escuros nas células são pontoações da parede; as pontoações não são discerníveis em* (f).

21.12a até d). Além das pontoações, os elementos de vaso contêm *perfurações*, que são áreas que não apresentam paredes primária e secundária; as perfurações são, literalmente, orifícios na parede celular. As perfurações ocorrem, geralmente, nas paredes terminais, mas podem também ser encontradas nas paredes laterais. A região da parede que porta a perfuração ou perfurações é chamada de **placa de perfuração** (Fig. 21.13). Os elementos de vaso são unidos por suas placas de perfuração em colunas contínuas e longas ou tubos, chamados **vasos** (Fig. 21.14).

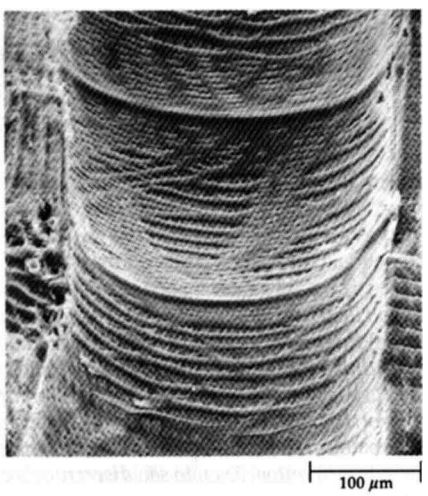
As pontoações das longas traqueídes pontiagudas estão concentradas nas extremidades justapostas das células. A traqueíde é o único tipo de célula condutora de água encontrada na maioria das plantas vasculares inferiores e gimnospermas. O xilema da grande maioria das angiospermas contém elementos de vasos e traqueídes.

A traqueíde é um tipo de célula mais primitivo (menos especializada) do que o elemento de vaso, que é a principal célula condutora de água nas angiospermas. Admite-se que os elementos de vaso evoluíram independentemente das traqueídes em vários grupos de plantas vasculares, incluindo as dicotiledôneas e monocotiledôneas (os dois grupos de angiospermas), as Gnetophyta (as gimnospermas que contêm vasos), várias espécies não relacionadas de fetos e certas espécies de *Selaginella* (das Lycophyta) e *Equisetum* (das Sphenophyta). A evolução do elemento de vaso é um excelente exemplo de evolução convergente ou desenvolvimento independente de estruturas semelhantes em organismos não relacionados ou somente relacionados a distância (ver Evolução Convergente, no Cap. 23).

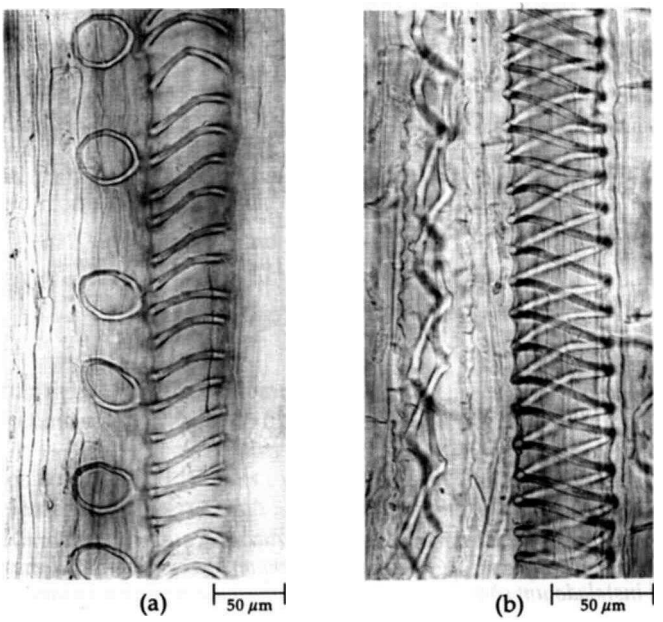
Acredita-se que, de um modo geral, os elementos de vaso são condutores de água mais eficientes do que as traqueídes, porque a água pode fluir relativamente livre de um elemento de vaso para o outro através das perfurações; entretanto, os elementos de vaso, com seu sistema aberto, são menos seguros para a planta do que as traqueídes. A água que flui de traqueíde para traqueíde deve passar através das membranas dos pares de pontoações (Cap. 2). Embora a membrana de pontoação ofereça relativamente pouca resistência ao fluxo de água, ela bloqueia até as menores bolhas de ar. Assim, as bolhas de ar que se formam em uma traqueíde ficam restritas àquela traqueíde e qualquer obstrução resultante do fluxo de água será também limitada. Por outro lado, as bolhas formadas em um elemento de vaso podem, em potencial, obstruir o fluxo de água por toda a extensão do vaso. Deste



21.13
Elétron-micrografia de varredura de paredes com extremidades perfuradas de elementos de vaso do xilema secundário. (a) *Placa de perfuração simples com abertura grande única vista aqui entre dois elementos de vaso da tília* (Tilia americana). *(b) Barras semelhantes a escada de uma placa de perfuração escalariforme entre elementos de vaso do amieiro* (Alnus rubra). *Pontoações podem ser vistas nas paredes abaixo da placa de perfuração em* (a) *e em porções da parede em* (b).



21.14
Elétron-micrografia de varredura mostrando regiões de três elementos de vaso do xilema secundário do carvalho-vermelho (Quercus rubra). *Observe os aros entre os elementos de vaso.*

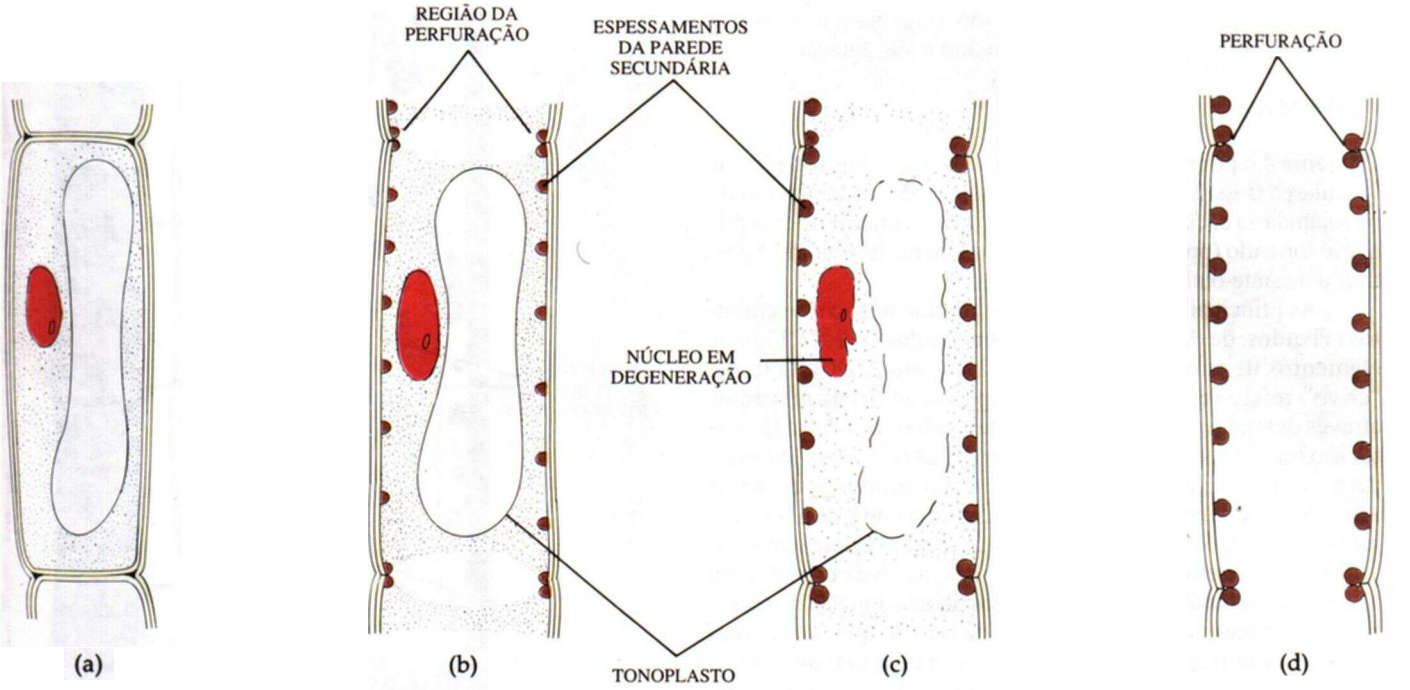


21.15
Porções de elementos traqueais do primeiro xilema primário formado (protoxilema) da mamona (Ricinus communis). (a) *Espessamentos anelares (formas semelhantes a anéis, à esquerda) e helicoidais em elementos parcialmente distendidos.* (b) *Espessamentos duplamente helicoidais em elementos que foram distendidos. O elemento da esquerda foi muito distendido e as espirais das hélices foram afastadas.*

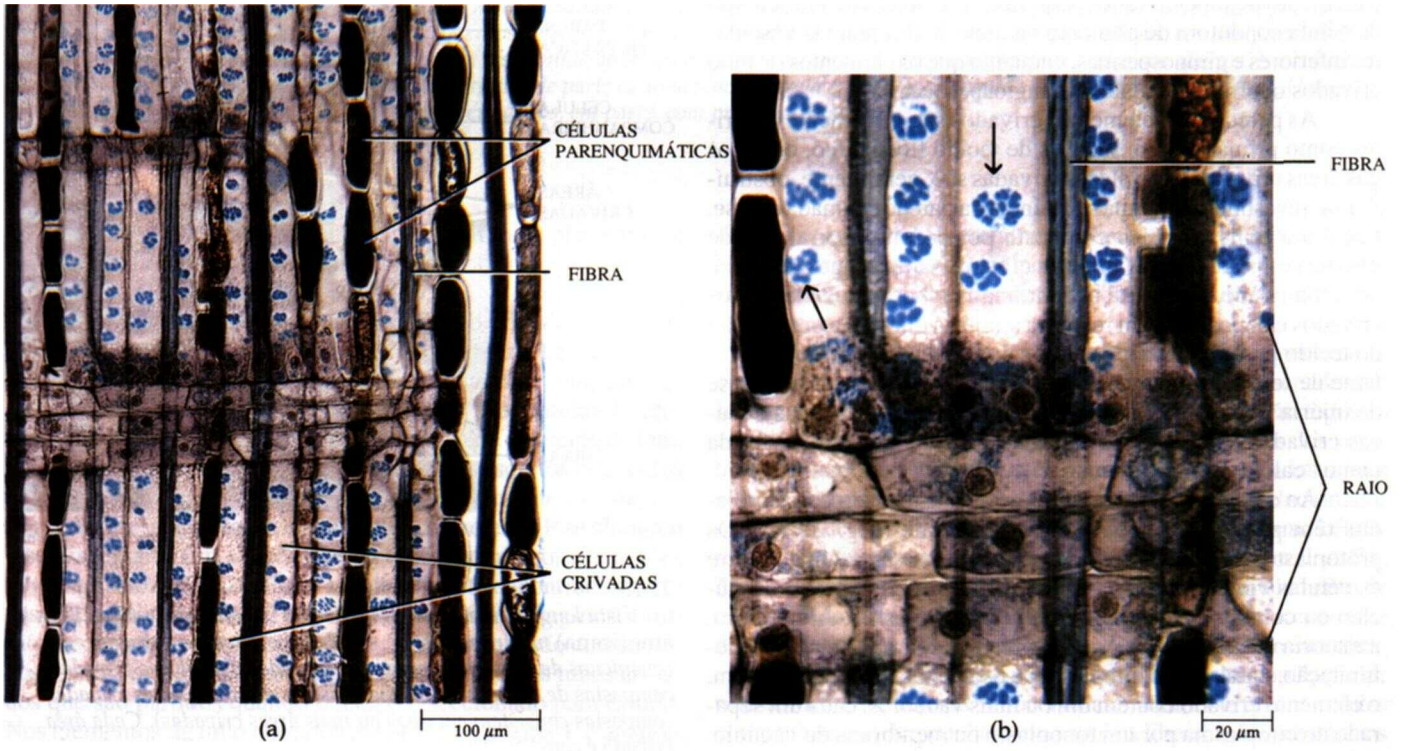
modo, os vasos mais curtos são mais seguros do que os longos. Os vasos largos são mais eficientes do que os estreitos, porém os vasos largos tendem a ser mais longos.

No xilema secundário e xilema primário formado mais tarde (metaxilema), as paredes secundárias das traqueídes e dos elementos de vaso cobrem as paredes primárias por inteiro, exceto nas pontoações e perfurações dos elementos de vaso (Fig. 21.12a até d). Conseqüentemente, estas paredes são rígidas e não podem ser distendidas. Durante o período de alongamento ou expansão das raízes, caules e folhas, as paredes secundárias de muitos elementos traqueais formados primeiro no xilema primário precoce (protoxilema) são depositadas na forma de anéis ou espirais (Fig. 21.15). Estes espessamentos, que podem ser anelares (semelhantes a anel) ou helicoidais (espiral), possibilitam que os elementos traqueais sejam distendidos ou estendidos, embora as células sejam freqüentemente destruídas durante o alongamento do órgão. No xilema primário, a natureza do espessamento da parede é muito influenciada pela intensidade do alongamento. Se ocorrer pouco alongamento aparecerão elementos pontoados em lugar de elementos extensíveis. Por outro lado, se ocorrer alongamento intenso, se desenvolverão muitos elementos com espessamentos anelares e helicoidais. A Fig. 21.16 ilustra alguns estágios da diferenciação de um elemento de vaso com espessamentos helicoidais.

Além das traqueídes e elementos de vaso, o xilema contém células parenquimáticas que armazenam várias substâncias. As células do parênquima do xilema ocorrem em cordões verticais. No xilema secundário, elas também são encontradas nos raios. As fibras (Fig. 21.12e, f) e esclereídes também ocorrem



21.16
Diagrama ilustrando o desenvolvimento de um elemento de vaso. (a) *Elemento de vaso jovem, altamente vacuolizado sem parede secundária.* (b) *A célula distendeu-se lateralmente, começou a deposição da parede secundária e a parede primária na região da perfuração aumentou o espessamento.* (c) *A deposição da parede secundária foi completada e a célula está no estágio de lise. O núcleo é deformado, o tonoplasto é rompido e a parede do lugar da perfuração é parcialmente desintegrada.* (d) *A célula está agora madura; ela não contém o protoplasto e é aberta em ambas as extremidades.*



21.17
(a) *Vista longitudinal (radial) do floema secundário do teixo* (Taxus canadensis), *mostrando células crivadas, cordões de células parenquimáticas e fibras orientadas verticalmente. Porções de dois raios orientados horizontalmente podem ser vistas atravessando as células verticais.* (b) *Detalhe de porção do floema secundário do teixo mostrando áreas crivadas com calose (corada de azul) sobre as paredes das células crivadas e albuminosas (ver Cap. 21) que constituem aqui a fileira superior das células do raio.*

no xilema. Muitas fibras do xilema são vivas na maturidade e exercem função dupla de armazenamento e sustentação.

FLOEMA

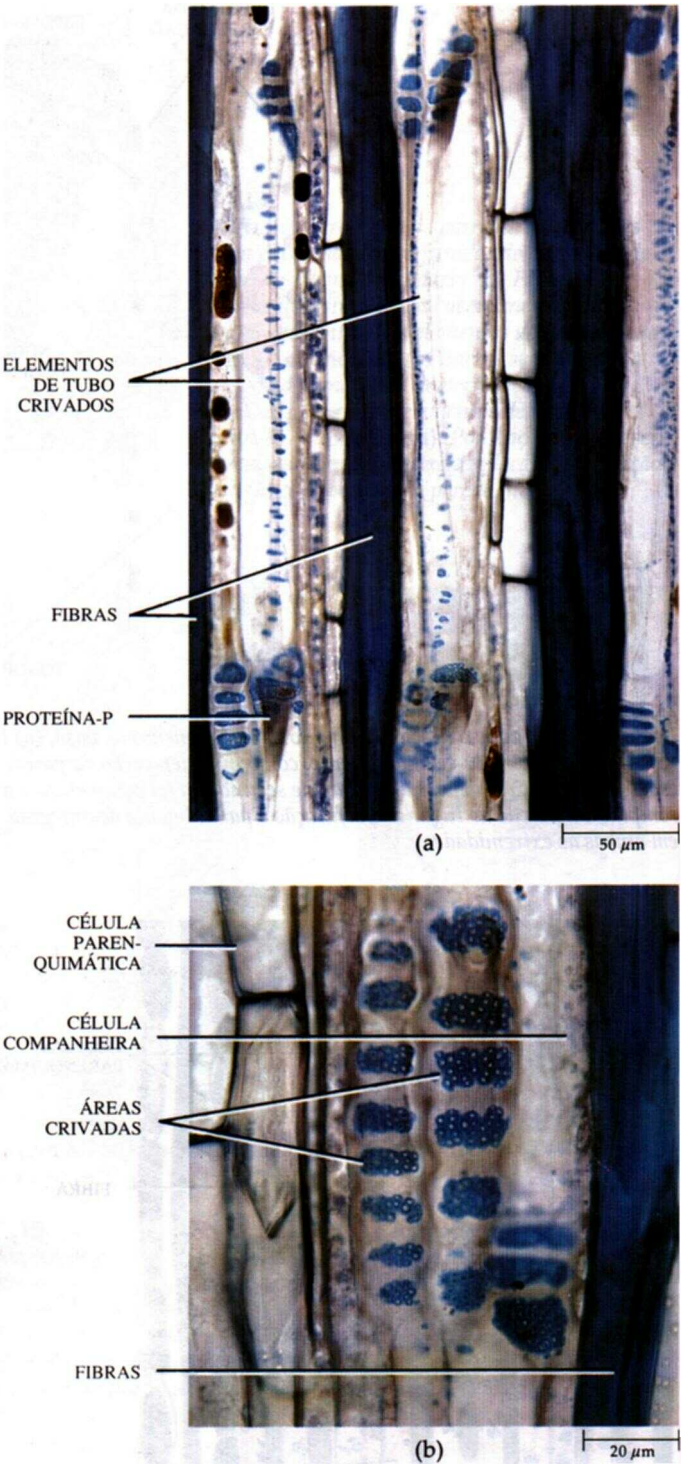
O **floema** é o principal tecido condutor de alimentos nas plantas vasculares (Fig. 21.11). O floema pode ser de origem primária ou secundária e, como o xilema primário, o primeiro floema primário formado (protofloema) é freqüentemente distendido e destruído durante o alongamento do órgão.

As principais células condutoras do floema são os **elementos crivados**, de dois tipos, as **células crivadas** (Fig. 21.17) e os **elementos de tubo crivados** (Figs. 21.18 até 21.20). O termo "crivo" refere-se a aglomerados de poros, as **áreas crivadas**, através das quais os protoplastos de elementos crivados adjacentes são interconectados. Nas células crivadas os poros são estreitos e as áreas crivadas têm estruturas muito uniformes em todas as paredes. A maioria das áreas crivadas concentra-se nas extremidades sobrepostas das células crivadas longas e delgadas (Fig. 21.17a). Nos elementos de tubo crivados, as áreas crivadas em algumas paredes têm poros mais largos do que aqueles de outras paredes da mesma célula. A região da parede que porta áreas crivadas com poros maiores é chamada **placa crivada** (Figs. 21.18 até 21.20). Embora as placas crivadas possam ocorrer em qualquer parede, elas geralmente se localizam nas paredes terminais. Os elementos de tubo crivados dispõem-se em extremidade sobre extremidade em séries longitudinais chamadas **tubos crivados**. Deste modo, a principal distinção entre os dois tipos de elementos crivados é a presença de placas crivadas nos elementos de tubo crivados e sua ausência nas células crivadas.

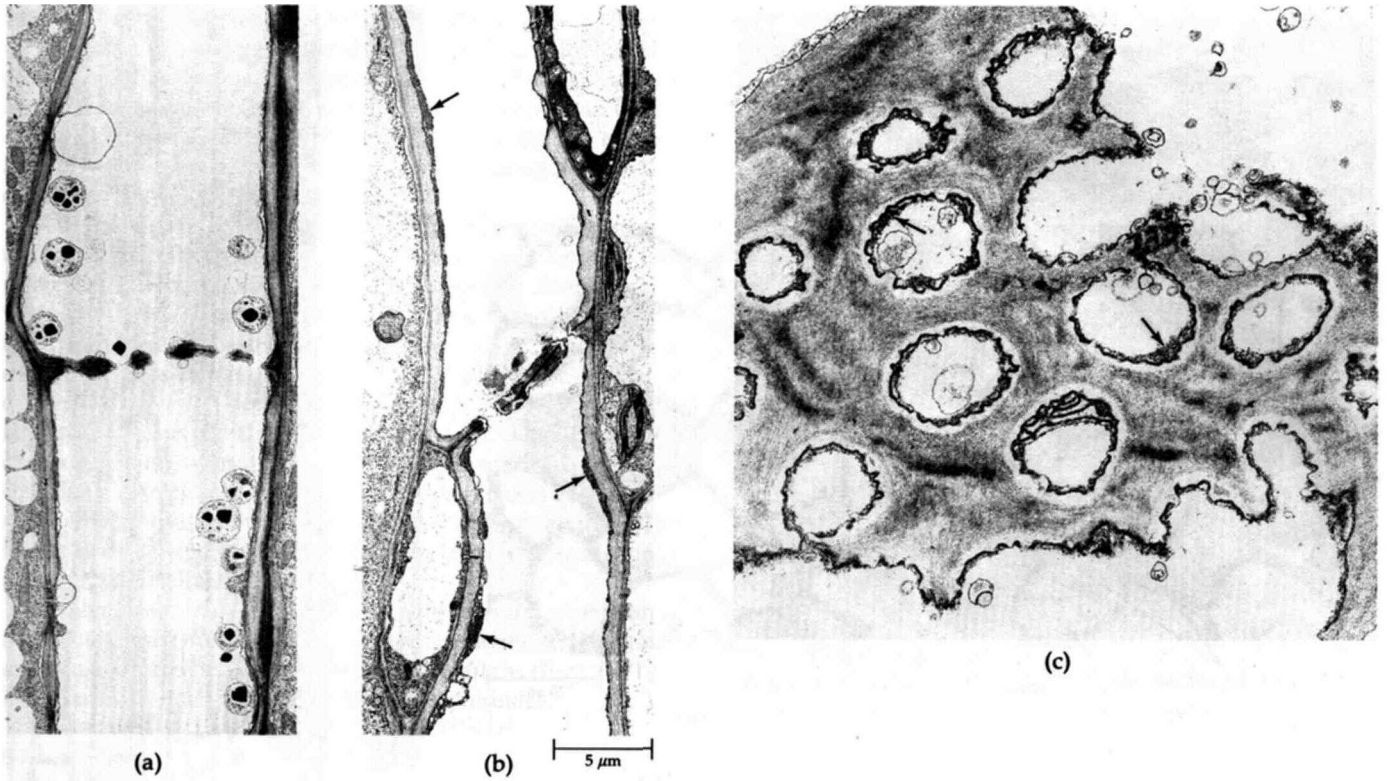
A célula crivada é um tipo de célula mais primitivo do que o elemento de tubo crivado. As células crivadas são o único tipo de célula condutora de alimento na maioria das plantas vasculares inferiores e gimnospermas, enquanto que os elementos de tubo crivados ocorrem somente nas angiospermas.

As paredes dos elementos crivados são geralmente descritas como primárias. Em secções de tecido floemático, os poros das áreas crivadas e das placas crivadas são, geralmente, obstruídos ou revestidos com uma substância da parede chamada **calose**, que é um polissacarídeo composto por cadeias espiraladas de glicose (Figs. 21.17 e 21.18). Atualmente sabe-se que a maioria, ou a totalidade, da calose encontrada nos poros dos elementos crivados é depositada em resposta a injúria durante a preparação do tecido para microscopia. Esta calose e qualquer calose resultante de ferimento (ocorrência natural) é referida como "calose de injúria". A calose é depositada, tipicamente, nas áreas e placas crivadas de elementos crivados senescentes; ela é referida como "calose definitiva".

Ao contrário dos elementos traqueais, os elementos crivados têm protoplastos vivos na maturidade (Fig. 21.19). Os protoplastos dos elementos crivados maduros são os únicos entre as células vivas das plantas nos quais há ausência total do núcleo ou contêm apenas reminiscências do mesmo. Além disso, a maioria dos elementos crivados maduros não contém uma delimitação clara entre o citoplasma e os vacúolos. Quando jovem, o elemento crivado contém um ou mais vacúolos, cada um separado do citoplasma por um tonoplasto ou membrana do vacúolo. Em estágios finais de diferenciação, o tonoplasto desaparece e a distinção entre os conteúdos citoplasmático e vacuolar não mais existe. Na maturidade, todos os componentes remanescentes do protoplasto dos elementos crivados são distribuídos ao longo da parede; eles consistem na membrana plasmática, numa rede de



21.18
(a) *Vista longitudinal (radial) do floema secundário da tília* (Tilia americana) *mostrando elementos de tubo crivados e grupos conspícuos de fibras com paredes espessadas.* (b) *Placas crivadas compostas de elementos de tubo crivados da tília (placas crivadas compostas consistem em duas ou mais áreas crivadas). Cada área crivada é constituída por poros circundados por cilindros de calose, os quais estão corados de azul nesta secção.*



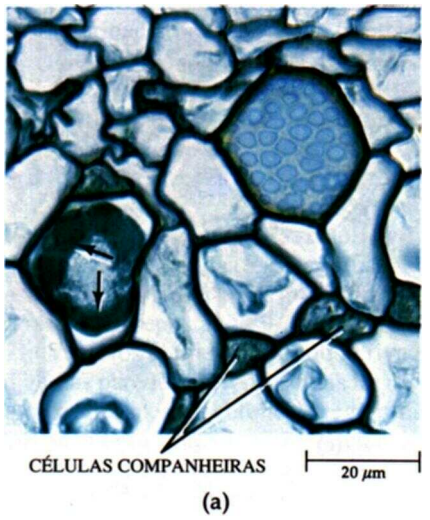
21.19
Elétron-micrografia de transmissão de regiões de elementos de tubo crivados maduros do floema do caule do (a) *milho* (Zea mays) *e* (b) *e* (c) *abóbora* (Cucurbita maxima). (a) *Vista longitudinal de regiões de dois elementos de tubo crivados maduros e uma placa crivada com poros abertos. As organelas redondas numerosas, com inclusões densas, são plastídeos. As inclusões são compostas por proteína. Os elementos de tubo crivados do milho, como aqueles de muitas monocotiledôneas, não contêm proteína-P.* (b) *Vista longitudinal semelhante de regiões de dois elementos de tubo crivados da abóbora. Os elementos de tubo crivados da abóbora, como aqueles de outras dicotiledôneas, contêm proteína-P. Nestes elementos de tubo crivados a proteína-P é distribuída ao longo da parede (setas) e os poros das placas crivadas são abertos. Na esquerda, abaixo, está uma célula companheira.* (c) *Vista frontal de parte de uma placa crivada entre dois elementos de tubo crivados maduros. Como em* (b), *os poros das placas crivadas são abertos, circundados, em parte, com proteína-P (setas).*

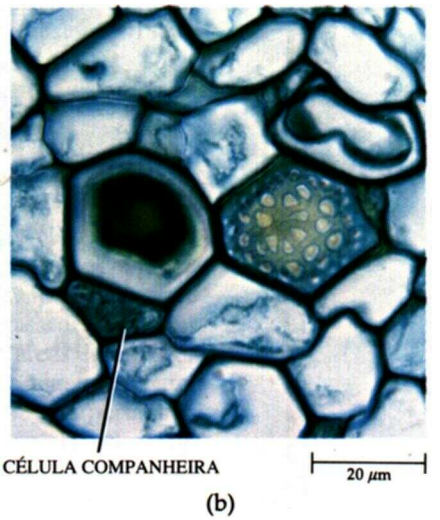
retículo endoplasmático liso próximo à membrana plasmática e em alguns plastídios e mitocôndrias. Faltam os ribossomos, dictiossomos, microtúbulos e núcleo.

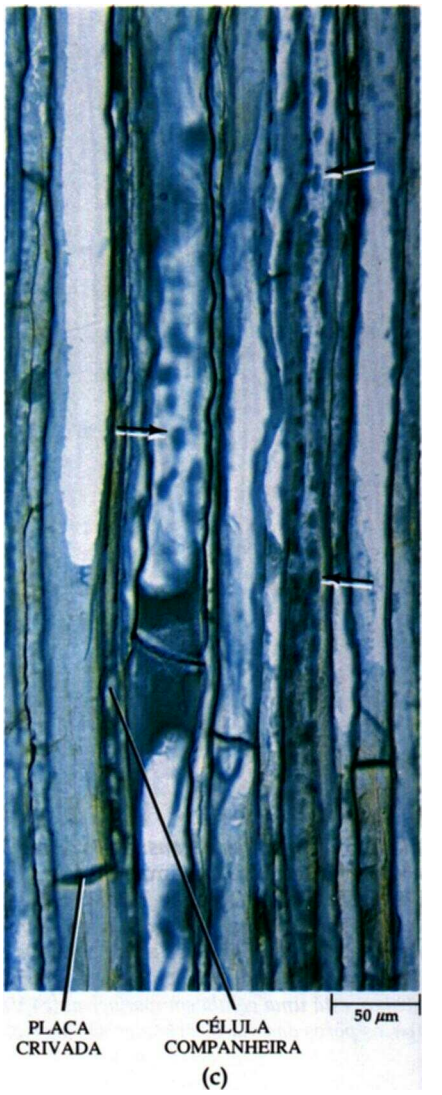
Os protoplastos dos elementos de tubo crivados das dicotiledôneas (e algumas monocotiledôneas) são caracterizados pela presença de uma substância protéica antes chamada "mucilagem" e agora conhecida como **proteína-P.** (O "P" na proteína-P refere-se a floema.) A proteína-P tem sua origem no elemento de tubo crivado jovem, sob a forma de corpúsculos discretos chamados corpúsculos de proteína-P (Fig. 21.20a, c). Durante os estágios finais de diferenciação, os corpúsculos de proteína-P se alongam e se dispersam. Em secções de tecidos floemáticos, "tampões mucilaginosos" de proteína-P são geralmente encontrados perto das placas crivadas (Fig. 21.20b). Os tampões mucilaginosos não são encontrados em células inalteradas e portanto são considerados como o resultado de alterações do conteúdo dos tubos crivados que são partidos quando o tecido é seccionado para estudo. Nos elementos de tubo crivados normais, a proteína-P é aparentemente distribuída ao longo das paredes e é contínua com o elemento de tubo crivado seguinte através de poros das áreas e placas crivadas. Os poros das placas crivadas são revestidos pela proteína-P mas não são obstruídos por ela (Fig. 21.19b, c). A função da proteína-P não é determinada. Entretanto, alguns botânicos acreditam que, juntamente com a calose de injúria, a proteína-P serve para vedar os poros das placas crivadas por ocasião da injúria, prevenindo, deste modo, a perda do conteúdo dos tubos crivados.

Os elementos de tubo crivados são caracteristicamente associados com células parenquimáticas especializadas chamadas **células companheiras** (Figs. 21.19b e 21.20), que contêm todos os componentes comumente encontrados nas células vivas dos vegetais, incluindo um núcleo. Os elementos de tubo crivados e suas células companheiras associadas são intimamente relacionados quanto ao desenvolvimento (eles são derivados da mesma célula-mãe) e têm numerosas conexões de plasmodesmas entre si. A Fig. 21.21 ilustra alguns estágios da diferenciação de um elemento de tubo crivado com proteína-P. Devido às suas numerosas conexões de plasmodesmas com os elementos de tubo crivado e sua ultraestrutura geral semelhante a células secretoras (alta população de ribossomos e numerosas mitocôndrias), admite-se que as células companheiras desempenhem um papel na liberação de substâncias dos elementos de tubo crivados. Este assunto é discutido posteriormente, no Cap. 28, quando o mecanismo de transporte do floema das angiospermas é considerado em detalhe.

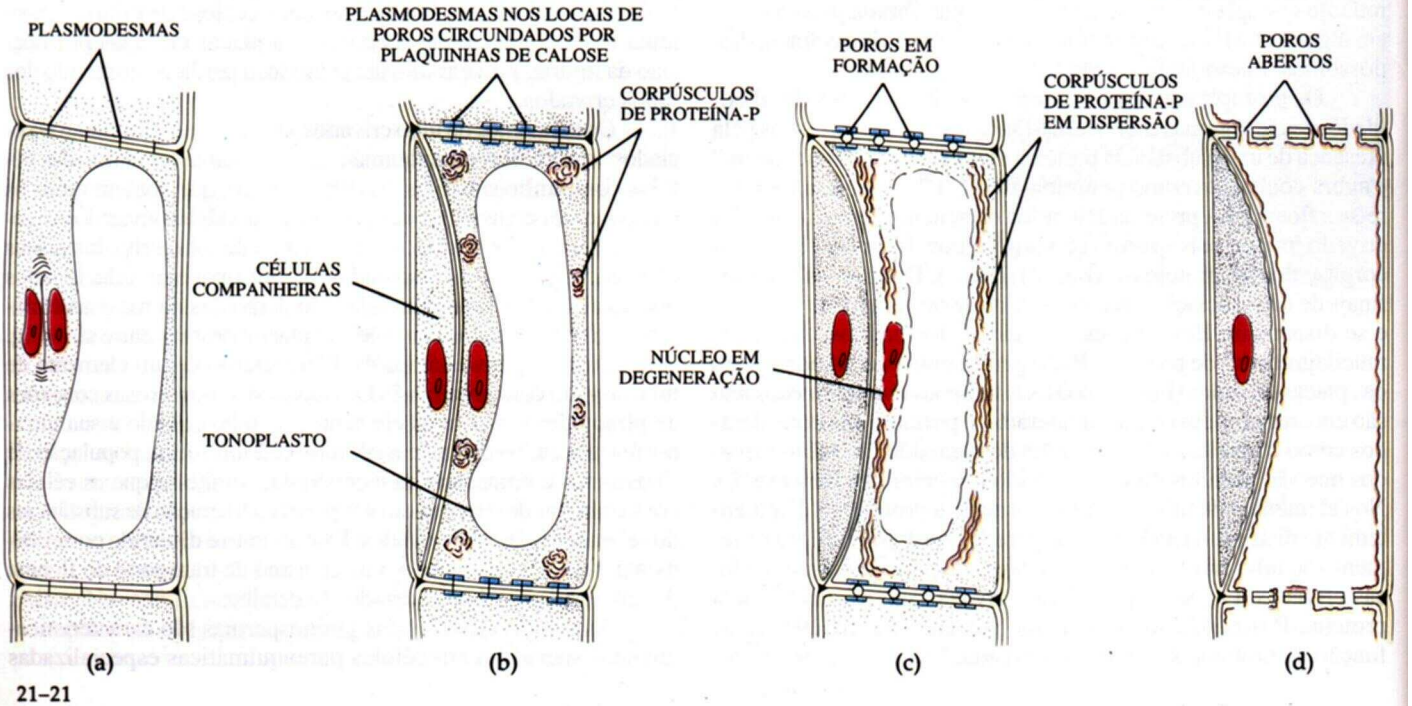
As células crivadas das gimnospermas são caracteristicamente associadas com células parenquimáticas especializadas







21.20
Floema do caule da aboboreira (Cucurbita maxima) *visto em fotomicrografias.* (a) *Secção transversal mostrando dois elementos de tubo crivados imaturos. Corpúsculos de proteína-P (setas) podem ser vistos no elemento de tubo crivado da esquerda e uma placa crivada imatura no da direita, acima. As placas crivadas da abóbora são placas crivadas simples (uma área crivada por placa). As células pequenas e densas são células companheiras.* (b) *Secção transversal mostrando alguns elementos de tubo crivados maduros. Um tampão de mucilagem pode ser visto no elemento de tubo crivado da esquerda; uma placa crivada madura pode ser vista no da direita. As células pequenas e densas são células companheiras.* (c) *Secção longitudinal mostrando elementos de tubo crivados maduros. As setas apontam corpúsculos de proteína-P em células imaturas.*



21–21

chamadas **células albuminosas** (Fig. 21.17b). Embora na maioria das vezes não seja derivada da mesma célula-mãe que suas células crivadas associadas, admite-se que as células albuminosas realizem as mesmas funções das células companheiras. Como a célula companheira, a célula albuminosa contém um núcleo, além de outros componentes citoplasmáticos característicos das células vivas.

Os elementos crivados na maioria das espécies têm, aparentemente, vida curta, morrendo antes de um ano após terem se formado. Entretanto, isto não é verídico para todos os elementos crivados. No floema secundário da tília (*Tilia americana*), alguns elementos crivados permanecem vivos e, presumivelmente, funcionam como elementos condutores por cinco a 10 anos. Sabe-se que os elementos crivados permanecem vivos por muitos anos em monocotiledôneas perenes. Em certas palmeiras, alguns elementos crivados da base do caule podem ter mais de um século de vida. Quando os elementos crivados morrem, suas células companheiras ou albuminosas associadas também morrem, o que é mais uma indicação da dependência entre elementos crivados e suas células companheiras e albuminosas.

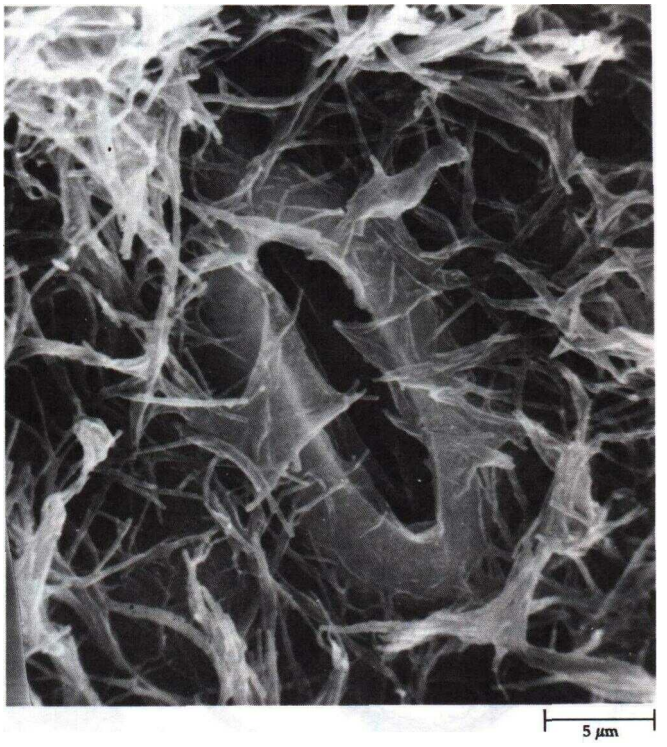
Outras células parenquimáticas ocorrem no floema primário e secundário (Figs. 21.17 e 21.18). Elas são muito relacionadas com a reserva de várias substâncias. As fibras (Figs. 21.17 e 21.18) e esclereídes podem também estar presentes.

EPIDERME

A **epiderme** é a camada de células mais externa do corpo primário da planta e constitui o sistema dérmico das folhas, órgãos florais, frutos e sementes e dos caules e raízes até que eles sofram considerável crescimento secundário. As células epidérmicas são muito variáveis em função e estrutura. Além das células básicas, relativamente pouco especializadas, que formam a maior parte (massa básica) da epiderme, a mesma pode conter **células-guarda** (Figs. 21.22 até 21.25), muitos tipos de apêndices ou **tricomas** (Figs. 21.24 e 21.26) e outros tipos de células especializadas.

Na maioria das plantas, a epiderme tem apenas uma camada de células. Em algumas plantas, entretanto, as células da protoderme dividem-se paralelamente à superfície (divisões periclinais) do órgão da planta, formando uma epiderme com várias camadas (uma epiderme múltipla) (Fig. 21.27). Epiderme múltipla é encontrada nas folhas do tão conhecido fícus italiano* (*Ficus elastica*) e *Peperomia* e nas raízes de algumas monocotiledôneas, incluindo orquídeas (ver Cap. 22). Admite-se que a epiderme múltipla sirva como um tecido de reserva de água.

*NT. Fícus italiano ou falsa seringueira.

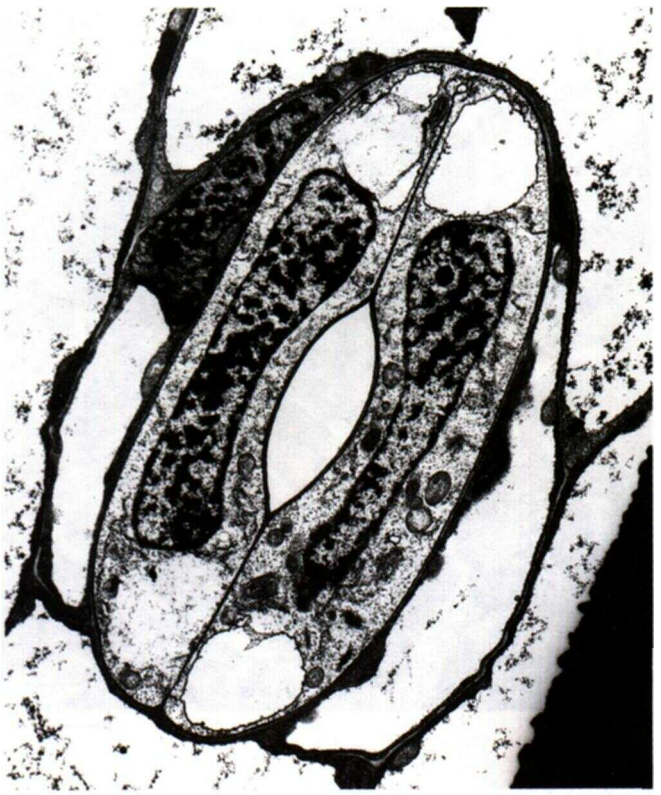


21.22
Vista frontal da epiderme inferior de uma folha de Eucalyptus globulus, *em elétron-microscopia de varredura. Um único estômato — flanqueado por duas células-guarda — e numerosos filamentos de ceras epicuticulares podem ser vistos aqui.*

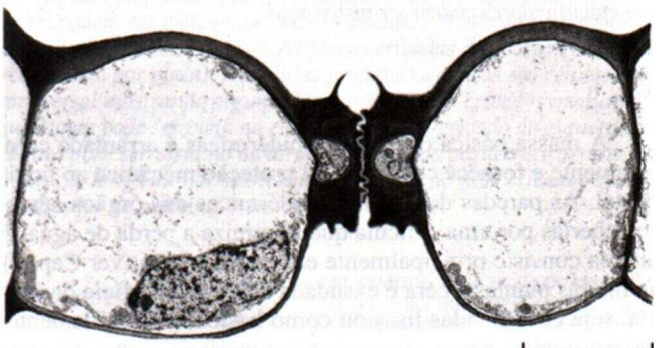
A massa básica de células epidérmicas é arranjada compactamente e fornece considerável proteção mecânica ao órgão vegetal. As paredes das células epidérmicas dos órgãos aéreos são cobertas por uma cutícula que minimiza a perda de água. A cutícula consiste principalmente em cutina e cera (ver Cap. 3). Em muitas plantas a cera é exsudada sobre a superfície da cutícula, seja em camadas lisas ou como bastonetes ou filamentos que se estendem para cima a partir da superfície, a chamada cera epicuticular (Fig. 21.22; ver também Fig. 3.11). É esta cera que é responsável pela camada fina esbranquiçada ou azulada da superfície de algumas folhas e frutos.

Entremeadas entre as células epidérmicas achatadas e firmemente compactadas estão as células-guarda contendo cloroplastos (Figs. 21.22 até 21.25), que regulam pequenas aberturas ou **estômatos** nos órgãos aéreos da planta e, conseqüentemente,

21.21
Diagrama ilustrando a diferenciação de um elemento de tubo crivado. (a) *Célula-mãe do elemento de tubo crivado sofrendo divisão.* (b) *A divisão resultou na formação de um elemento de tubo crivado jovem e uma célula companheira. Após a divisão surgem no citoplasma um ou mais corpúsculos de proteína-P que ficam separados do vacúolo pelo tonoplasto. A parede do elemento de tubo crivado jovem é espessada e os locais dos futuros poros da placa crivada são representados por plasmodesmas. Cada plasmodesma é agora circundado por uma plaquinha de calose em cada lado da parede.* (c) *O núcleo está degenerando, o tonoplasto foi fragmentado e os corpúsculos de proteína-P estão dispersos no citoplasma, o qual reveste a parede; concomitantemente, os plasmodesmas das placas crivadas que se desenvolvem começam a alargar-se em poros.* (d) *Na maturidade falta, no elemento de tubo crivado, o núcleo e o vacúolo. Todos os componentes protoplasmáticos remanescentes, incluindo a proteína-P, revestem a parede, e os poros das placas crivadas ficam abertos. As plaquinhas de calose foram removidas à medida que os poros se alargaram.*



(a)

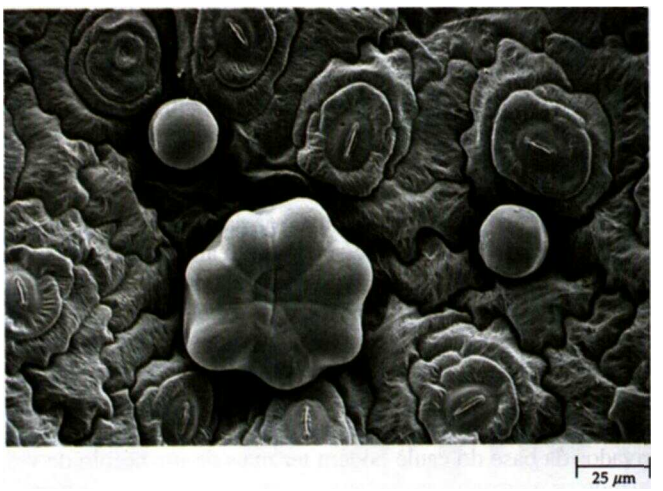


(b)

5 μm

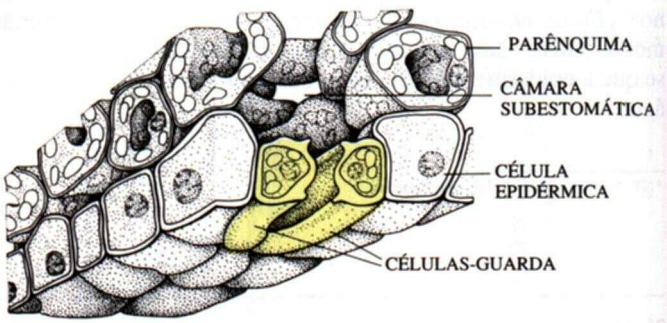
21.23
Elétron-micrografias de estômatos do milho (Zea mays). (a) *Vista frontal mostrando estômato aberto (células-guarda), cujas paredes não têm ainda espessamento e são associadas com as células subsidiárias.* (b) *Secção transversal de estômato fechado. Cada célula-guarda com parede espessada é unida à célula subsidiária. O interior da folha fica abaixo.*

controlam o movimento de gases, incluindo vapor de água, para dentro e para fora daqueles órgãos. (O mecanismo de abertura e fechamento dos estômatos é discutido no Cap. 28.) Embora os estômatos ocorram em todos os órgãos aéreos, eles são mais abundantes em folhas. Os estômatos estão geralmente associados a células epidérmicas que diferem das células básicas na forma. Tais células são denominadas **células subsidiárias** ou células acessórias (Figs. 21.23 e 21.24).

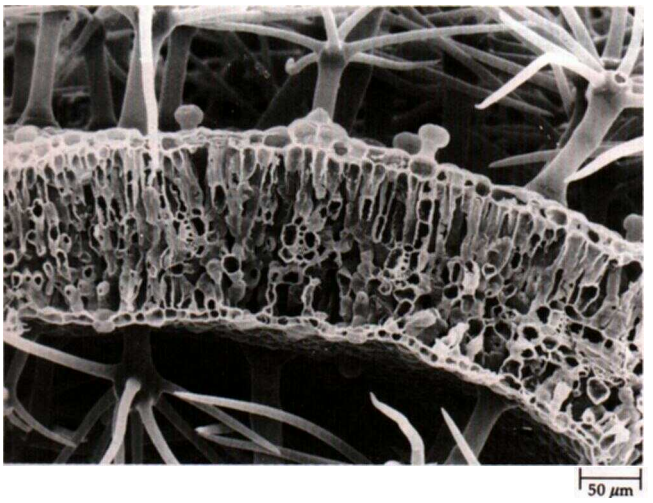


21.24
Vista frontal da epiderme inferior da folha de Plectranthus, *em elétron-microscopia de varredura. Podem ser vistos vários estômatos — pares de células-guarda — cada um flanqueado por duas células subsidiárias curvas. Também são visíveis dois tipos de tricomas.*

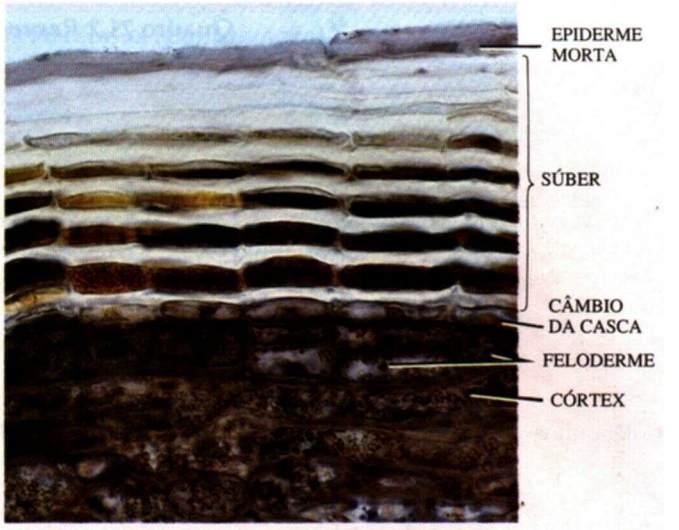
Os tricomas têm uma variedade de funções. Os pêlos radiculares facilitam a absorção da água e minerais do solo. Estudos recentes de plantas de regiões áridas indicam que o aumento da pubescência foliar (hirsutismo) resulta em diminuição da refletância da radiação solar, temperaturas foliares e razões de perda de água mais baixas. Muitas "plantas aéreas", tais como bromélias epífitas, utilizam tricomas foliares para absorção de água e minerais. Em contraste, no *Atriplex*, os tricomas que secretam sal removem sais do tecido foliar, evitando uma acumulação de sais tóxicos na planta. Os tricomas podem fornecer defesa contra insetos. Por exemplo, em muitas espécies existe uma correlação positiva entre o hirsutismo e a resistência ao ataque por insetos. Os tricomas em forma de gancho de algumas espécies espetam insetos e suas larvas. Os tricomas glandulares (secretores) podem fornecer defesa química.



21.25
Diagrama de um estômato maduro mostrando sua relação com a epiderme e células subjacentes. As paredes próximas ao poro são geralmente mais espessas do que aquelas adjacentes a outras células epidérmicas. Enquanto o estômato está sendo formado, ele pode ser elevado ou abaixado da superfície da epiderme. Geralmente há um amplo espaço com ar ou câmara subestomática logo abaixo do estômato. Ao contrário das outras células epidérmicas, as células-guarda contêm cloroplastos.



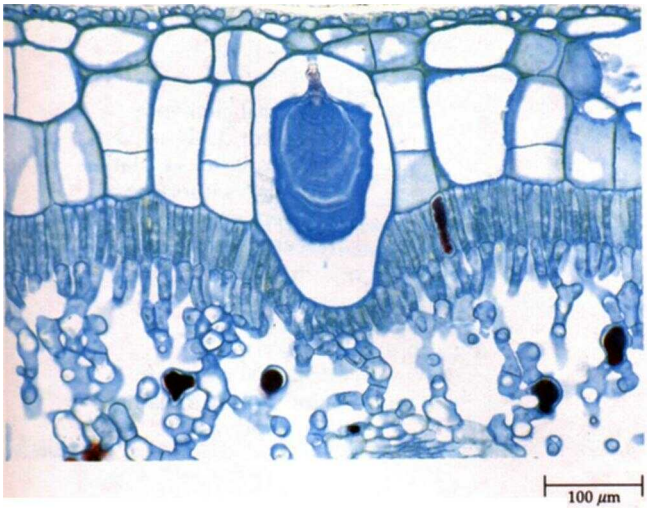
21.26
Secção transversal da folha do verbasco (Verbascum thapsus), *em elétron-microscopia de varredura. As folhas e os caules do verbasco parecem densamente lanosos devido à presença de grande número de tricomas muito ramificados como os vistos aqui nas superfícies superior e inferior da folha. Estão também presentes tricomas glandulares curtos, não ramificados.*



21.28
Secção transversal da periderme do caule da maçã (Malus sylvestris). *A periderme mostrada aqui consiste em muitas camadas de células de súber, que são depositadas para fora (acima) em fileiras radiais por células do câmbio da casca. Uma única camada de células da feloderme ocorre para dentro do câmbio da casca.*

PERIDERME

Uma **periderme** comumente substitui a epiderme nos caules e raízes que têm crescimento secundário. A periderme consiste em um largo e protetor **súber** ou *felema,* sem vida e com paredes que são intensamente suberizadas na maturidade; no **súber da casca** ou *felogênio;* e na **feloderme**, um tecido parenquimático vivo (Fig. 21.28). O câmbio da casca forma súber na direção da superfície e feloderma na direção interna. A origem do câmbio da casca é variável, dependendo das espécies e do órgão da planta. A periderme é comentada em detalhes no Cap. 24.



21.27
Secção transversal mostrando uma porção superior da lâmina de uma folha do fícus italiano (Ficus elastica). *Observe a cutícula espessada cobrindo a epiderme múltipla formada, principalmente, por células grandes. A estrutura claviforme na célula epidérmica maior consiste principalmente em depósito de carbonato de cálcio sobre um pedúrculo de celulose. As células abaixo das células epidérmicas claras e grandes são células do mesofilo.*

Resumo

Um resumo dos tecidos vegetais e seus tipos de células é encontrado no Quadro 21.1, e as características, localização e função desses tipos de células são fornecidas no Quadro 21.2.

Quadro 21.1 ***Resumo dos tecidos vegetais e tipos de células***

Tecido	Tipo
Epiderme	Células básicas; células-guarda e células que formam tricomas; células esclerenquimáticas
Periderme	Células do súber; células do câmbio da casca; células parenquimáticas da feloderme; células esclerenquimáticas
Xilema	Traqueídes; elementos de vaso; células esclerenquimáticas; células parenquimáticas
Floema	Células crivadas; elementos de tubo crivados; células albuminosas; células companheiras; outras células parenquimáticas; células esclerenquimáticas
Parênquima	Células parenquimáticas
Colênquima	Células colenquimáticas
Esclerênquima	Fibras; esclereídes

Quadro 21.2 *Resumo dos tipos de células*

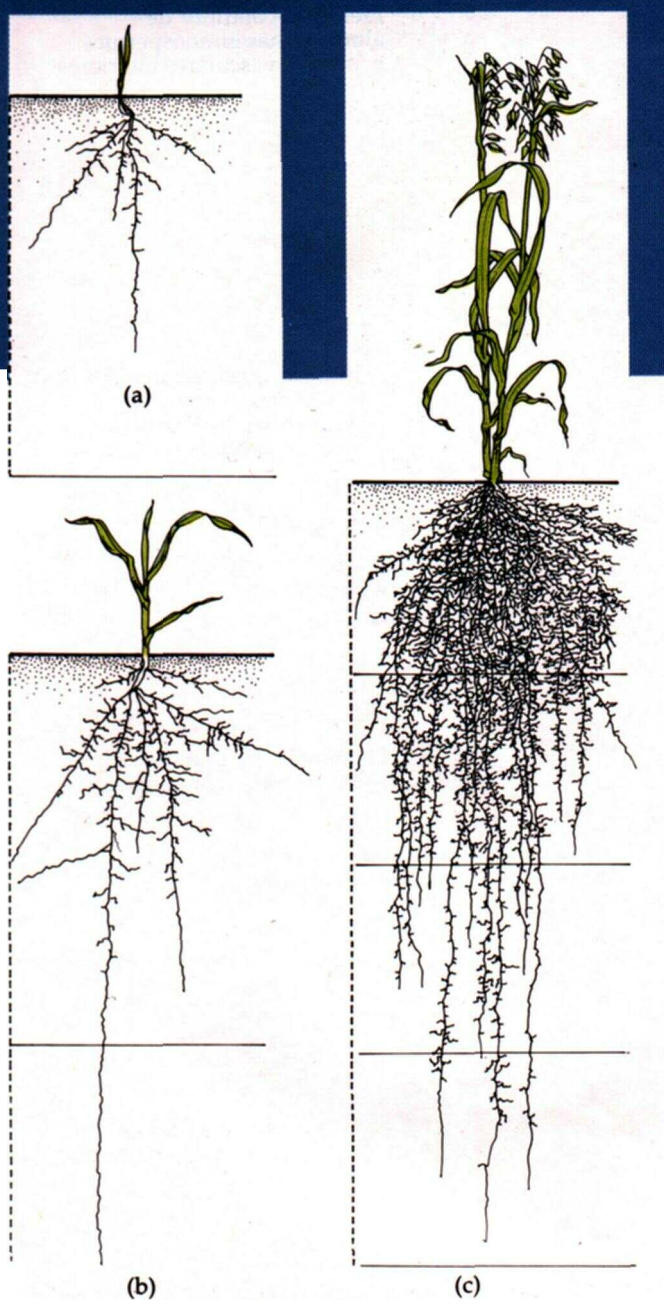
Tipo de Célula	Características	Localização	Função
Parênquima	Forma: comumente poliédrica (muitas faces); variável Parede celular: primária ou primária e secundária; pode ser lignificada, suberizada ou cutinizada Viva na maturidade	Por toda a planta, como tecido parenquimático do córtex, como medula e raios medulares; no xilema e no floema	Processos metabólicos tais como respiração, digestão e fotossíntese; reserva e condução; cicatrização de injúria e regeneração
Colênquima	Forma: alongada Parede celular: espessamento desigual; somente primária — não lignificada Viva na maturidade	Na periferia (abaixo da epiderme) nos caules jovens em alongamento; geralmente como um cilindro de tecido ou somente em trechos; em faixas ao longo das nervuras em algumas folhas	Sustentação no corpo primário vegetal
Fibras	Forma: geralmente muito alongada Parede celular: primária e secundária espessada — freqüentemente lignificada Freqüentemente (nem sempre) morta na maturidade	Algumas vezes no córtex dos caules, mas freqüentemente associadas com xilema e floema; nas folhas das monocotiledôneas	Sustentação; reserva
Esclereídes	Forma: variável, geralmente mais curtas do que as fibras Parede celular: primária e secundária espessada — geralmente lignificada Podem ser vivas ou mortas na maturidade	Por toda a planta	Mecânica; proteção
Traqueíde	Forma: alongada e pontiaguda Parede celular: primária e secundária; lignificada; contém pontoações mas não perfurações Morta na maturidade	Xilema	Principal elemento condutor de água nas gimnospermas e plantas vasculares inferiores; também encontrada nas angiospermas
Elemento de vaso	Forma: alongada, geralmente não tão longa como as traqueídes; vários elementos de vaso unidos pelas extremidades constituem um vaso Parede celular: primária e secundária lignificada; contém pontoações e perfurações Morta na maturidade	Xilema	Principal elemento condutor de água nas angiospermas

Quadro 21.2 ***Resumo dos tipos de células (Continuação)***

Tipo de Célula	Características	Localização	Função
Célula crivada	Forma: alongada e pontiaguda Parede celular: primária na maioria das espécies; com áreas crivadas; calose freqüentemente associada com a parede e poros Viva na maturidade; carece ou contém remanescentes de um núcleo na maturidade; sem distinção entre vacúolo e citoplasma	Floema	Elemento condutor de alimento nas gimnospermas e plantas vasculares interiores
Célula albuminosa	Forma: geralmente alongada Parede celular: primária Viva na maturidade; associada com a célula crivada, mas geralmente não derivada da mesma célula-mãe da célula crivada; tem numerosas conexões de plasmodesmas com a célula crivada	Floema	Admite-se que desempenhe um papel no movimento do alimento para dentro e para fora da célula crivada
Elemento de tubo crivado	Forma: alongada Parede celular: primária, com áreas crivadas; áreas crivadas nas extremidades da parede com poros muito maiores do que aqueles das paredes laterais — esta região da parede é denominada placa crivada; calose freqüentemente associada com as paredes e os poros Viva na maturidade; falta o núcleo na maturidade ou contém apenas remanescentes do núcleo; nas dicotiledôneas e algumas monocotiledôneas contêm uma substância protéica conhecida como proteína-P; vários elementos de tubo crivados em série vertical constituem um tubo crivado	Floema	Elemento condutor do alimento nas angiospermas
Célula companheira	Forma: variável, geralmente alongada Parede celular: primária Viva na maturidade; intimamente associada com os elementos de tubo crivados; derivada da mesma célula-mãe do elemento de tubo crivado; tem numerosas conexões de plasmodesmas com o elemento de tubo crivado	Floema	Admite-se que desempenhe um papel no movimento do alimento para dentro e para fora do elemento de tubo crivado

CAPÍTULO 22

Raiz: Estrutura e Desenvolvimento



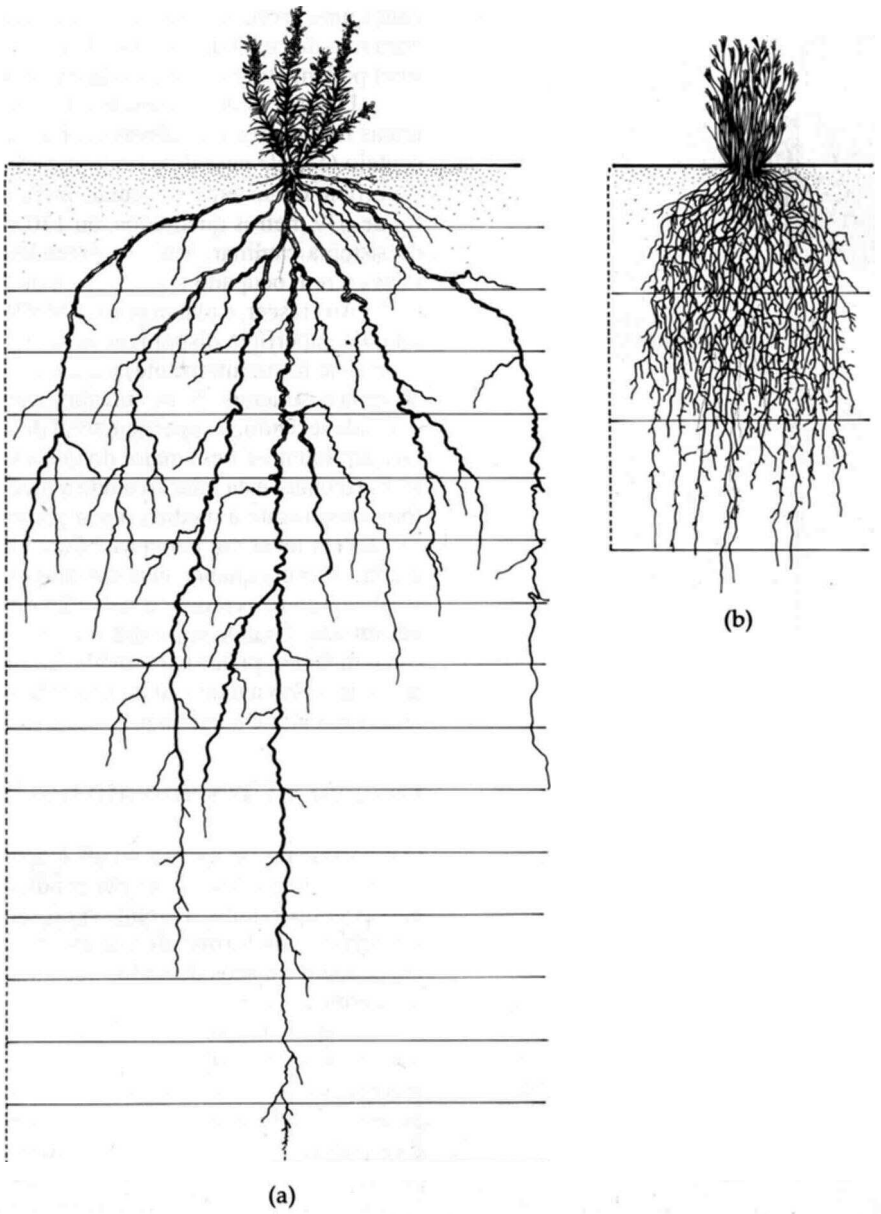
22.1
Diagramas de plantas de aveia (Avena sativa), *mostrando o tamanho relativo dos sistemas radicular e caulinar* (a) *31,* (b) *45 e* (c) *80 dias após o plantio. A planta de aveia tem um sistema radicular do tipo fasciculado. As raízes estão envolvidas primariamente com fixação e absorção. Cada unidade vertical tracejada representa cerca de 30,5 centímetros (1 pé).*

Na maioria das plantas vasculares, a raiz constitui o sistema subterrâneo e está envolvida, fundamentalmente, na fixação e na absorção (Fig. 22.1). Duas outras funções associadas às raízes são as de condução e armazenamento. Muitas raízes são importantes órgãos de armazenamento, e algumas, tais como as da cenoura, da beterraba e da batata-doce, estão adaptadas, especificamente, para armazenar alimento. Os alimentos produzidos acima do solo, nas partes fotossintetizantes do corpo da planta, migram através do floema para os tecidos de armazenamento da raiz. Estes alimentos podem, eventualmente, ser utilizados pela própria raiz, porém, com mais freqüência, o alimento armazenado é digerido e seus produtos transportados de volta pelo floema para as partes que estão acima do solo. Em plantas bienais (aquelas que completam seu ciclo de vida no transcorrer de dois anos), como a cenoura e a beterraba, grandes quantidades de alimento são acumuladas nas regiões de armazenamento da raiz durante o primeiro ano, as quais então são usadas durante o segundo para produzir flores, frutos e sementes. Água e minerais, ou íons inorgânicos, absorvidos pela raiz são levados através do xilema para as partes aéreas das plantas. Além disso, hormônios (particularmente citocininas e giberelinas) sintetizados nas regiões meristemáticas da raiz são transportados no xilema em direção às partes aéreas, as quais dependem da presença desses hormônios para estimular o seu crescimento e desenvolvimento (ver Cap. 25).

Sistema Radicular

A primeira raiz da planta se origina no embrião e é chamada comumente de **raiz primária**. Nas gimnospermas e dicotiledôneas esta raiz torna-se **pivotante**; ela cresce diretamente para baixo, dando origem a ramificações, ou **raízes laterais**, ao longo do seu trajeto. As raízes laterais mais velhas são encontradas mais próximo à base da raiz (onde raiz e caule se encontram), e as mais novas, mais próximo ao ápice. Esse tipo de sistema radicular — isto é, aquele que desenvolve uma raiz principal e seus ramos — é chamado **sistema radicular pivotante** (Fig. 22.2a).

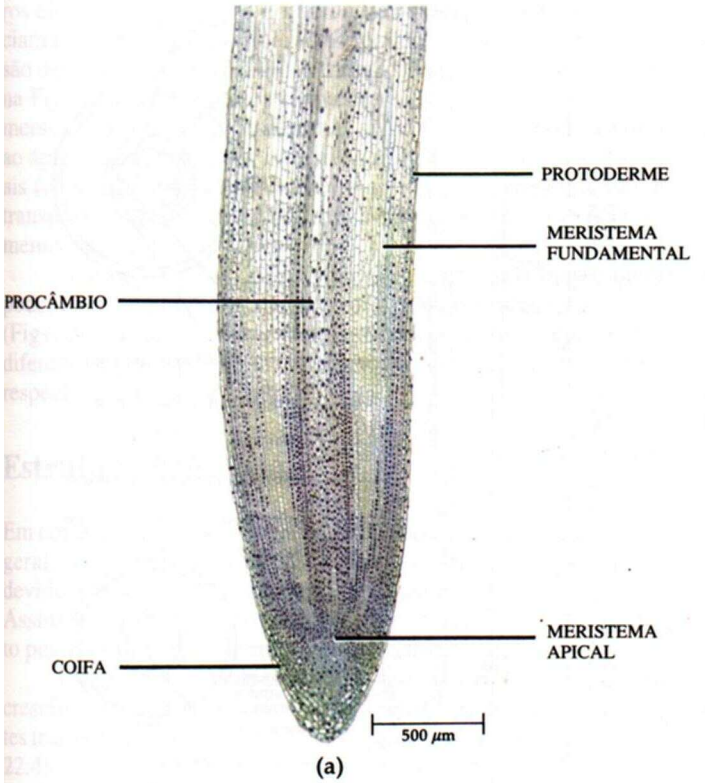
Nas monocotiledôneas, a raiz primária comumente tem vida curta e o sistema radicular é formado por raízes adventíci-

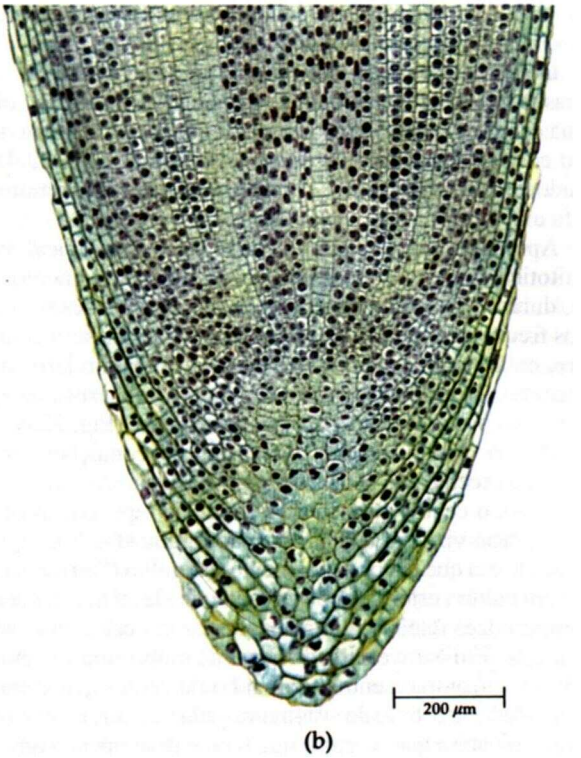


22.2
Dois tipos de sistemas radiculares, representados por duas plantas de campo. (a) *Sistema pivotante de* Liatris punctata. (b) *Sistema fasciculado de* Aristida purpurea. *Cada unidade tracejada representa cerca de 30,5 cm (1 pé). O sistema pivotante, em geral, penetra mais profundamente no solo do que o sistema fasciculado.*

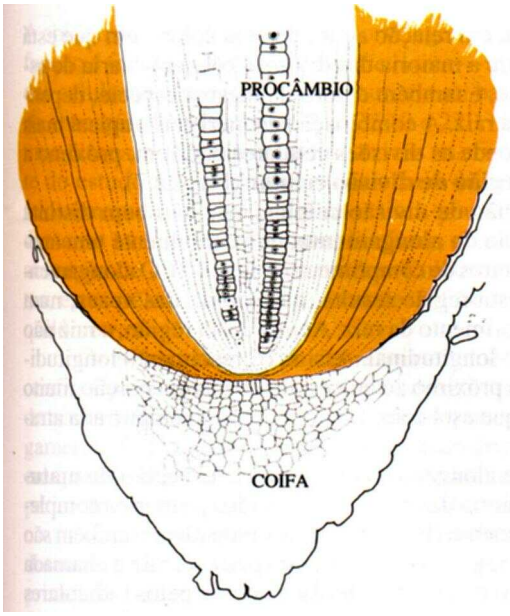
as, que se originam do caule. Essas raízes adventícias e suas raízes laterais dão origem a um **sistema radicular fasciculado**, no qual nenhuma raiz é mais proeminente do que as outras (Figs. 22.1 e 22.2b). Os sistemas radiculares pivotantes, em geral, penetram mais profundamente no solo do que os sistemas radiculares fasciculados. A superficialidade dos sistemas radiculares fasciculados e a tenacidade com que se agarram às partículas do solo fazem com que sejam especialmente apropriados à cobertura de solos para prevenir a erosão.

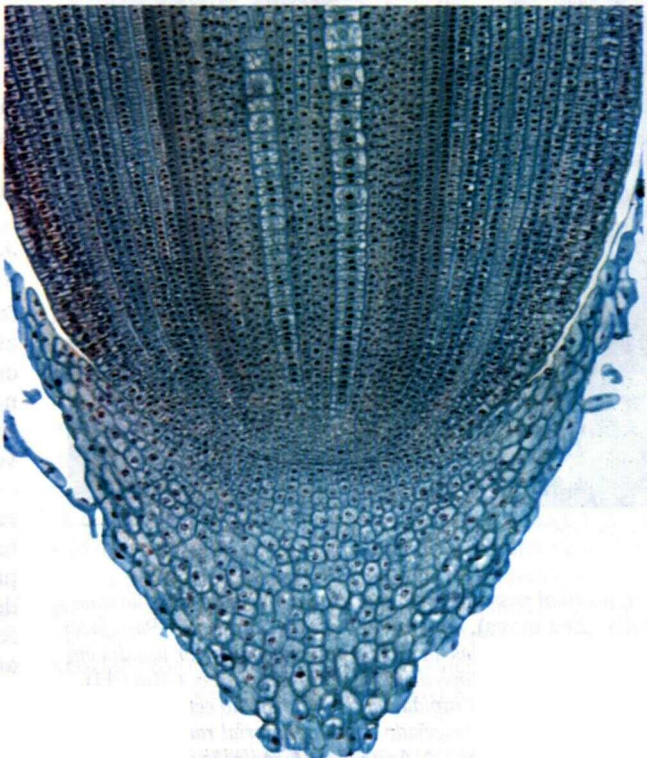
A extensão de um sistema radicular — isto é, a profundidade que ele penetra no solo e a distância que ele se espalha lateralmente — depende de vários fatores, incluindo umidade, temperatura e composição do solo. Uma massa maior das chamadas "raízes de nutrição" (raízes ativamente envolvidas na absorção e transporte de água e minerais) ocorre nos metros superiores do solo. Grande parte das raízes de nutrição da maioria das árvores ocorre nos primeiros 15 centímetros de solo, que é normalmente a parte do solo mais rica em matéria orgânica. Algumas árvores, tais como abetos vermelhos, faias e álamos, raramente produzem raízes pivotantes profundas, enquanto outras, como os carvalhos e muitos pinheiros, comumente produzem raízes pivotantes relativamente profundas, fazendo com que essas árvores sejam difíceis de transplantar. O recorde de profundidade de penetração de uma raiz pertence ao algarobo (*Prosopis juliflora*), arbusto do deserto. Foram encontradas raízes de algarobo crescendo numa profundidade de 53,3 metros numa mina recém-aberta, a 30 qui-



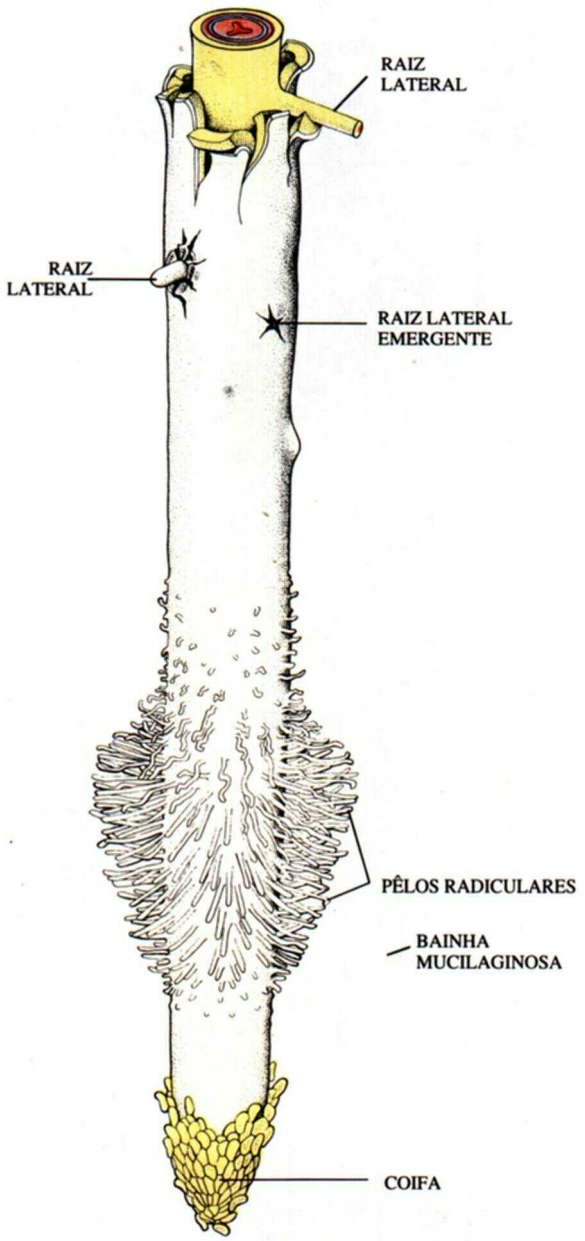


22.4
Secções longitudinais do ápice da raiz de cebola (Allium cepa). (a) *Os meristemas primários podem ser distinguidos nas proximidades do meristema apical.* (b) *Detalhe do meristema apical. Compare a organização deste meristema apical com o do ápice da raiz de milho, mostrado na Fig. 22.5.*





22.5
Meristema apical da ponta da raiz de milho (Zea mays). *Notar as três diferentes camadas de iniciais. A camada inferior dá origem à coifa; a camada mediana, à protoderme e ao meristema fundamental ou cortical; e a camada superior, ao procâmbio ou cilindro vascular.*



22.3
Uma porção de raiz de uma dicotiledônea, mostrando a relação espacial entre a coifa e a zona pilífera e, na parte superior, os sítios de emergência de raízes laterais, que se originam de partes profundas da raiz principal. Novos pêlos radiculares se originam logo depois da região de alongamento ao mesmo tempo que os pêlos mais velhos são eliminados. A extremidade apical da raiz está coberta por uma bainha de substância mucilaginosa, que lubrifica a raiz durante seu percurso no solo.

lômetros a sudoeste de Tucson, no Arizona, em 1960. Durante as escavações do canal de Suez, no Egito, raízes de árvores de *Tamarix* e *Acacia* foram encontradas numa profundidade de 30 metros. O raio que as raízes de uma planta consegue atingir é usualmente maior do que aquele atingido por sua copa. O sistema radicular de plantas de milho (*Zea mays*) freqüentemente alcança uma profundidade de 1,5 metro e se espalha lateralmente num raio de cerca de 1 metro. Já raízes de alfafa (*Medicago sativa*) podem atingir profundidades de até 6 metros, ou mais.

Um dos estudos mais detalhados sobre a extensão dos sistemas radiculares e caulinares foi realizado com uma planta de centeio (*Secale cereale*) com 4 meses de idade. A área total de superfície do sistema radicular, incluindo os pêlos radiculares, foi de 639 metros quadrados, ou 130 vezes a área da superfície do sistema caulinar. Mais surpreendente ainda foi o fato de as raízes terem ocupado apenas cerca de 6 litros de solo.

Ao crescer, a planta precisa manter um balanço entre a área total da superfície disponível para a elaboração de alimento (a superfície fotossintetizante) e a área disponível para a absorção de água e minerais. Numa planta jovem, isto é, aquela que está se estabelecendo, a superfície total de absorção de água e minerais geralmente é bem maior do que a superfície fotossintetizante. Entretanto, esta relação tende a mudar em favor da superfície fotossintetizante à medida que a planta envelhece. Os jardineiros devem levar em conta este fato, antes de transplantarem as mudas. Mesmo quando elas são cuidadosamente transplantadas, o balanço entre os sistemas radicular e caulinar é invariavelmente perturbado. Grande parte das finas raízes de nutrição são destacadas quando a planta é removida do solo; portanto, podar o caule antes de retirar a muda ajuda a restabelecer o balanço entre o sistema radicular e o caulinar.

Origem e Crescimento dos Tecidos Primários

O crescimento de muitas raízes é aparentemente um processo contínuo que pára somente em condições adversas como seca e baixas temperaturas. Durante o crescimento no solo, as raízes seguem o caminho que oferece menor resistência e com freqüência ocupam espaços deixados por outras raízes que morreram e se decompuseram.

O ápice da raiz é coberto por uma **coifa** (Figs. 22.3 até 22.5), uma massa de células semelhante a um dedal, que protege o meristema apical, localizado internamente a ela, e ajuda a raiz a penetrar no solo. À medida que a raiz cresce em extensão e a coifa é empurrada para a frente, as células da periferia da coifa são descamadas. Estas células descamadas e o ápice da raiz em crescimento são cobertos por uma bainha viscosa, ou **mucilaginosa,** que lubrifica a raiz durante sua passagem através do solo. Na mesma velocidade em que as células da coifa são descamadas, novas células são adicionadas pelo meristema apical. A longevidade (do início até a descamação) das células da coifa varia de quatro a nove dias, dependendo da espécie e do tamanho da coifa.

A substância viscosa que forma essa "mucilagem" é um polissacarídeo altamento hidratado, provavelmente uma substância péctica, que é secretada pelas células mais externas da coifa. Ela se acumula em vesículas de dictiossomos que se fundem com a membrana plasmática e em seguida liberam a substância viscosa na parede. Eventualmente a substância viscosa passa para fora, onde forma gotículas.

Além de proteger o meristema apical e ajudar a raiz a penetrar no solo, a coifa desempenha um importante papel, controlando as respostas da raiz à gravidade (gravitropismo; ver Cap. 26).

REGIÕES DE CRESCIMENTO DA RAIZ

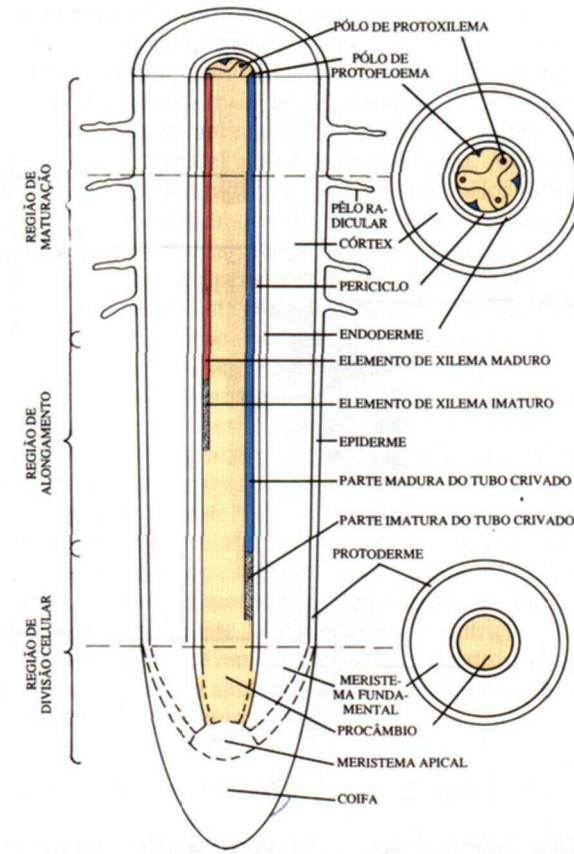
Além da coifa, a característica estrutural mais marcante do ápice da raiz é o arranjo, em fileiras longitudinais, de células que se

originam do meristema apical. O meristema apical é composto por células relativamente pequenas e multifacetadas — as células iniciais e as derivadas imediatas (Cap. 21) — com citoplasma denso e núcleos grandes (Figs. 22.4 e 22.5). A organização e o número de camadas que se iniciam no meristema apical são, ambos, completamente variados.

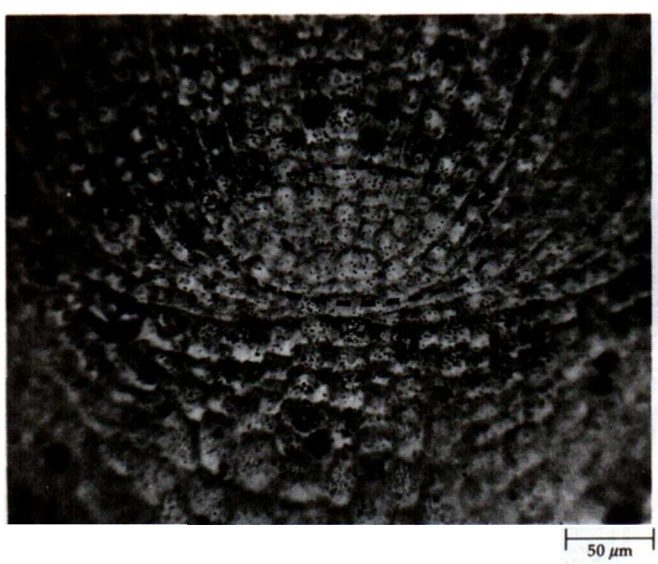
Dois tipos principais de organização apical são encontrados nas raízes das plantas com semente. No primeiro, a coifa, o floema e o xilema do cilindro vascular e o córtex surgem de um grupo comum de células do meristema apical (Fig. 22.4). No segundo tipo de organização, a epiderme tem origem comum com a coifa e o córtex.

Apesar de a região de iniciais do meristema apical da raiz ser mitoticamente ativa no início do seu desenvolvimento, mais tarde, durante o crescimento deste órgão, as divisões se tornam menos freqüentes nesta região. A maioria das divisões celulares ocorre, então, a uma curta distância das iniciais relativamente quiescentes. A região relativamente inativa do meristema apical é conhecida portanto como **centro quiescente** (Fig. 22.6).

O termo "relativamente" indica que, em condições normais, o centro quiescente não perde totalmente a capacidade de divisão. Além disso, o centro quiescente é capaz de repovoar as regiões meristemáticas vizinhas quando elas são danificadas. Por exemplo, num estudo em que centros quiescentes de milho (*Zea mays*) cresceram em cultura estéril, foi observado que eles têm a capacidade de formar raízes inteiras sem antes formar um calo, ou tecido de cicatrização. Em outro estudo de raízes de milho, uma estreita correlação foi encontrada entre o tamanho do centro quiescente e a complexidade de padrão do sistema vascular da raiz. Estes e outros estudos indicaram que o centro quiescente desempenha um papel essencial no desenvolvimento e organização da raiz.



22.7
Um diagrama ilustrando os estágios iniciais no crescimento primário de um ápice de raiz. (Compare esta com a Fig. 22.3.)



22.6
Secção longitudinal passando pelo meristema apical da coifa de uma raiz de milho (Zea mays), *mostrando o centro quiescente. Para fazer esta auto-radiografia, pontas de raiz foram embebidas por um dia em timidina marcada com isótopo de hidrogênio radioativo, trítio* (^{3}H). *Nas células que se dividem rapidamente em torno do centro quiescente (delineado pelo tracejado oval), o material radioativo foi rapidamente incorporado ao DNA nuclear. A radiação do DNA marcado, exposto à emulsão fotográfica que cobre os cortes, resultou na formação da granulação escura nesta auto-radiografia.*

A distância, em relação ao meristema apical, em que está o local onde ocorre a maioria das divisões celulares varia de espécie para espécie, e também dentro da mesma espécie, dependendo da idade da raiz. A combinação de meristema apical mais a porção de raiz onde as divisões celulares ocorrem, próximo a ele, é chamada **região de divisão celular** (Fig. 22.7).

Após a região de divisão celular, mas não bem distinta desta, está a **região de alongamento**, que comumente tem apenas poucos milímetros de comprimento (Fig. 22.7). O alongamento das células nesta região resulta, na maioria das vezes, num aumento do comprimento da raiz. Acima desta região, a raiz não cresce em sentido longitudinal. Assim, o crescimento longitudinal da raiz ocorre próximo ao ápice e resulta numa porção muito limitada da raiz que está constantemente sendo empurrada através do solo.

A região de alongamento é seguida pela **região de maturação**, onde a maioria das células dos tecidos primários completa seu desenvolvimento (Fig. 22.7). Pêlos radiculares também são produzidos nesta região e, às vezes, esta parte da raiz é chamada de zona pilífera (ver Fig. 22.3). É claro que, se pêlos radiculares fossem formados na região de crescimento, eles em breve seriam eliminados.

É importante notar que existe uma transição gradual de uma região a outra da raiz. As regiões não estão precisamente delimitadas. Algumas células começam a crescer e se diferenciar na região de divisão celular, enquanto outras chegam ao desenvolvimento pleno na região de crescimento. Por exemplo, os primei-

ros elementos de floema e xilema que são formados se diferenciam na região de crescimento e freqüentemente se distendem e são destruídos durante o crescimento da raiz. Como se pode ver na Fig. 22.7, os primeiros elementos de floema formados (elementos crivados do protofloema) se diferenciam mais próximo ao ápice da raiz do que o fazem os primeiros elementos traqueais (elementos de protoxilema), o que reflete a necessidade do transporte de substâncias nos tubos crivados para o desenvolvimento da raiz.

A protoderme, o procâmbio e o meristema fundamental podem ser distinguidos nas proximidades do meristema apical (Figs. 22.4 e 22.7). Estes são os meristemas primários que se diferenciam em epiderme, tecidos vasculares primários e córtex, respectivamente (ver Cap. 20).

Estrutura Primária

Em comparação com a do caule, a estrutura interna da raiz é, em geral, relativamente simples. Isto acontece, em grande parte, devido à ausência de folhas e conseqüentemente nós e entrenós. Assim, a organização dos tecidos primários da raiz mostra muito poucas diferenças de um nível ao outro.

Os três sistemas de tecidos da raiz, em estágio primário de crescimento, podem ser rapidamente distinguidos tanto em cortes transversais (ver Figs. 22.8 e 22.9) quanto longitudinais (Fig. 22.4). A epiderme (sistema dérmico), o córtex (sistema fundamental) e os tecidos vasculares (sistema vascular) podem ser claramente diferenciados uns dos outros. Na maioria das raízes, os tecidos vasculares formam um cilindro compacto (Fig. 22.8), mas em algumas eles formam um cilindro oco em torno de uma medula* (Fig. 22.9).

EPIDERME

A epiderme nas raízes jovens absorve água e sais minerais, e esta função é facilitada pelos *pêlos radiculares* — extensões tubulares das células epidérmicas —, que aumentam bastante a superfície de absorção da raiz (Figs. 22.3, 22.10 e 22.11). (Ver no Cap. 12 uma discussão do papel das micorrizas na absorção.) Como parte do estudo anteriormente mencionado de uma planta de centeio com quatro meses, estimou-se uma quantidade de aproximadamente 14 bilhões de pêlos radiculares, com uma superfície de absorção de 401 metros quadrados. Colocados um atrás do outro, estes pêlos poderiam se estender até bem mais que 10.000 quilômetros.

Os pêlos radiculares são relativamente efêmeros e estão confinados, na sua maioria, à região de maturação. A produção de novos pêlos radiculares ocorre logo depois da região de alongamento (Figs. 22.3 e 22.7) e aproximadamente na mesma razão em que os pêlos mais velhos são eliminados na extremidade superior da zona pilífera. Quando o ápice da raiz penetra no solo, novos pêlos radiculares se desenvolvem imediatamente atrás dele, dotando a raiz com uma superfície capaz de absorver novos suprimentos de água e minerais, ou íons inorgânicos. (Ver, no Cap. 28, uma discussão sobre a absorção de água e íons inorgânicos pelas raízes.) Obviamente, são as raízes novas e em crescimento — raízes de nutrição — que estão envolvidas, primariamente, na absorção de água e minerais. Por isso, os jardineiros devem tomar o cuidado de remover o máximo possível de solo em torno do sistema radicular durante o transplante de mudas. Se a planta for simplesmente "arrancada" do solo, a maior parte das raízes de nutrição será deixada para trás e a planta provavelmente não sobreviverá.

Uma fina cutícula foi identificada junto à epiderme, na região de absorção de algumas raízes. Em outras raízes, as paredes das células epidérmicas parecem conter suberina. Contudo, as paredes das células epidérmicas oferecem pouca resistência à passagem de água e minerais para o interior da raiz. A substância mucilaginosa que cobre a superfície das raízes torna-as capazes de estabelecer um contato muito mais íntimo com as partículas de solo e pode influenciar a disponibilidade de íons à raiz. Já foi demonstrado que a mucilagem produz um ambiente favorável a bactérias benéficas. Ela também pode dotar a raiz de uma camada de proteção efêmera contra a dessecação. A camada de solo presa à raiz pela mucilagem e pêlos radiculares, e contendo uma variedade de microorganismos e células descamadas da coifa, é chamada **rizosfera**.

CÓRTEX

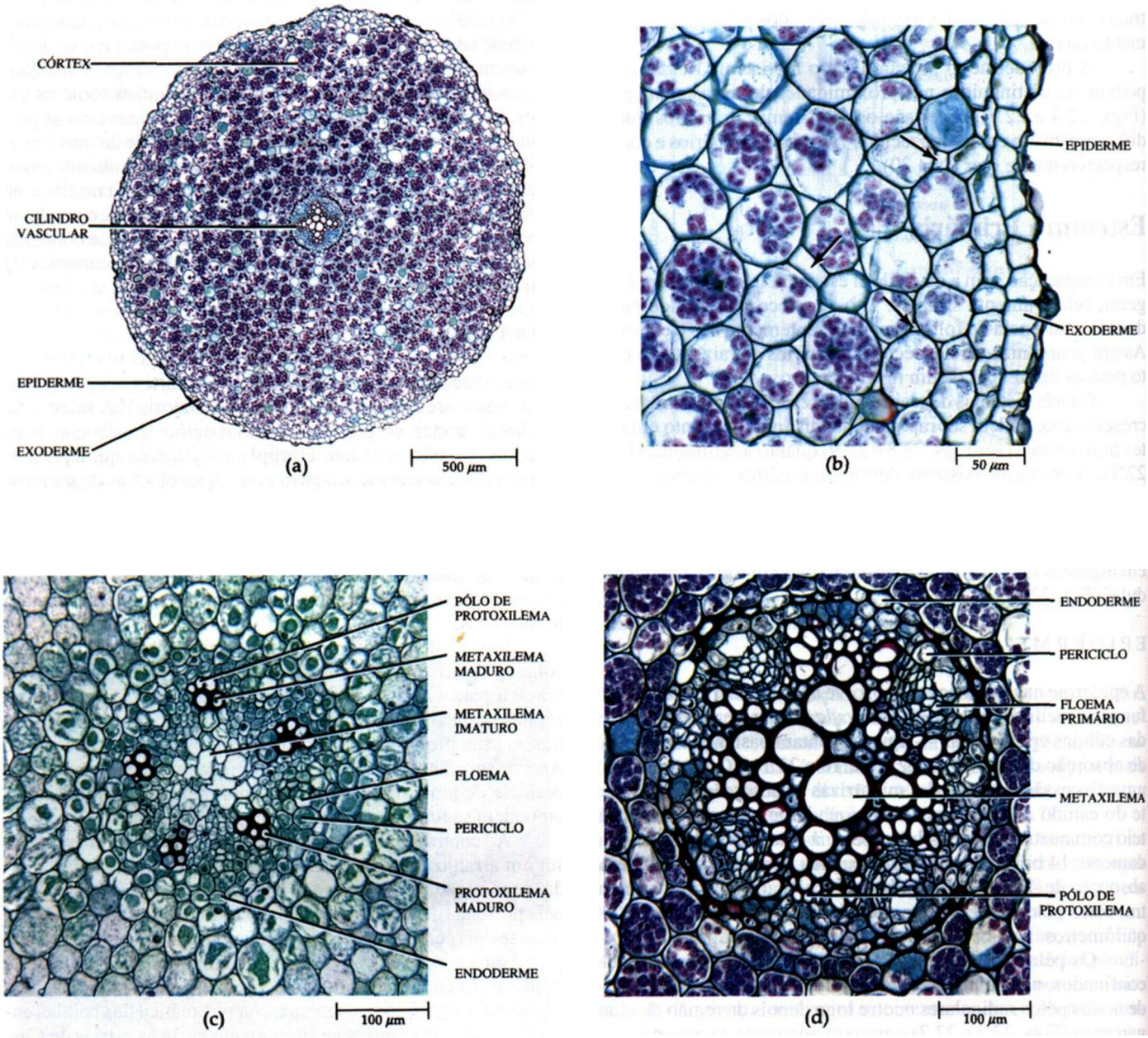
Visto em secção transversal (Fig. 22.8a), o córtex ocupa, de longe, a maior área do corpo primário da maioria das raízes. As células do córtex armazenam amido e outras substâncias mas, comumente, não possuem cloroplastos. Raízes que apresentam um crescimento secundário considerável — as de gimnospermas e de grande parte das dicotiledôneas — cedo descartam o seu córtex. Nestas raízes, as células corticais permanecem parenquimatosas. Nas monocotiledôneas, no entanto, o córtex é mantido durante toda a vida da raiz, e muitas das células corticais desenvolvem paredes secundárias que se tornam lignificadas.

Independente do grau de diferenciação, o tecido cortical contém numerosos espaços intercelulares — espaços de ar essenciais para a aeração das células da raiz (Figs. 22.8 e 22.9). As células corticais mantêm numerosos contatos umas com as outras, e seus protoplastos estão conectados por plasmodesmas. Assim, substâncias que são transportadas no córtex podem se deslocar de um protoplasto a outro por meio de plasmodesmas, ou podem seguir via parede celular.

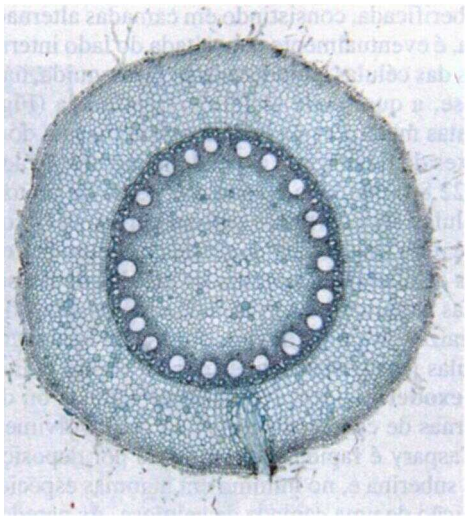
Ao contrário do resto do córtex, a camada mais interna possui um arranjo compacto e carece de espaços de ar. Esta camada, denominada **endoderme** (Figs. 22.8 e 22.9), é caracterizada pela presença de **estrias de Caspary** em suas paredes anticlinais (paredes perpendiculares à superfície da raiz). A estria de Caspary é uma porção de parede primária lembrando uma fita, que é impregnada com uma substância graxa chamada suberina, sendo às vezes lignificada. A membrana plasmática das células endodérmicas está completa e firmemente presa às estrias de Caspary (Figs. 22.12 e 22.13). Visto que a endoderme é compacta e as estrias de Caspary são impermeáveis a água e íons, todas as substâncias que entram e saem do cilindro vascular devem passar pelos protoplastos das células da endoderme. Esta passagem ocorre ou através da membrana plasmática destas células, ou através dos numerosos plasmodesmas que fazem a conexão dos protoplastos das células endodérmicas com os protoplastos das células vizinhas a elas, tanto do córtex quanto do cilindro vascular.

Como mencionado anteriormente, nas raízes que desenvolvem crescimento secundário o córtex e sua endoderme são perdidos precocemente. Nas raízes em que o córtex é retido, uma

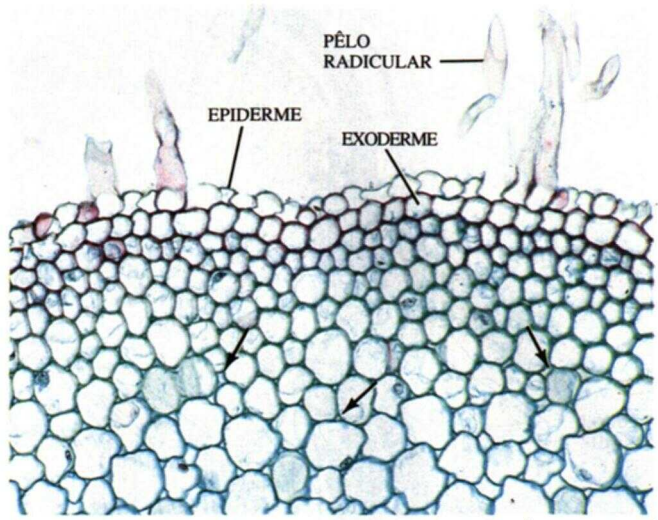
*N.T.: Em caso de se tratar de uma raiz adventícia.



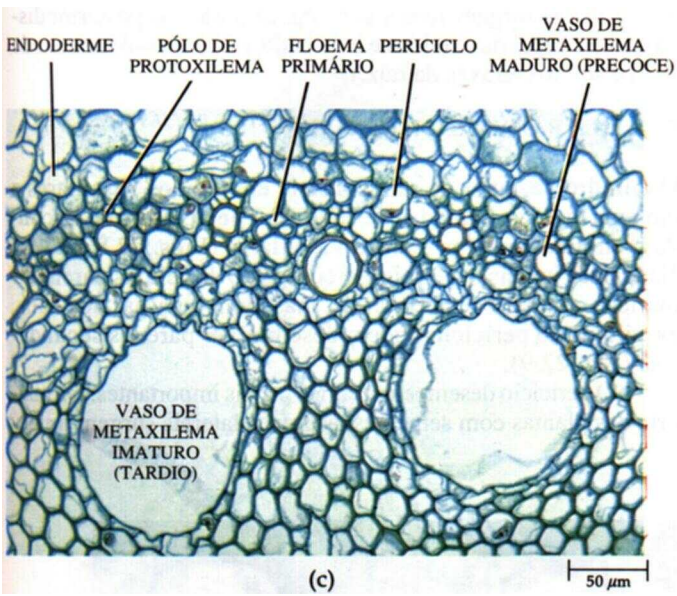
22.8
Secção transversal da raiz de um ranúnculo (Ranunculus sp.). (a) *Aspecto geral da raiz diferenciada.* (b) *Detalhe da parte externa da mesma raiz. Nesta raiz, a epiderme morreu e foi substituída pela exoderme, que funciona como a camada superficial. Note os espaços intercelulares (ponta das setas) do parênquima cortical, em contraste com o arranjo justaposto das células da exoderme.* (c) *Detalhe do cilindro vascular indiferenciado. Observe os espaços intercelulares no parênquima cortical.* (d) *Detalhe do cilindro vascular diferenciado. Numerosos grãos de amido estão evidenciados nas células do córtex. Repare que nesta secção a raiz é tetrárquea (com quatro pólos de protoxilema), enquanto em* (c) *ela é pentárquea (com cinco pólos). É comum haver variação no número de pólos do xilema primário ao longo do eixo de muitas raízes.*



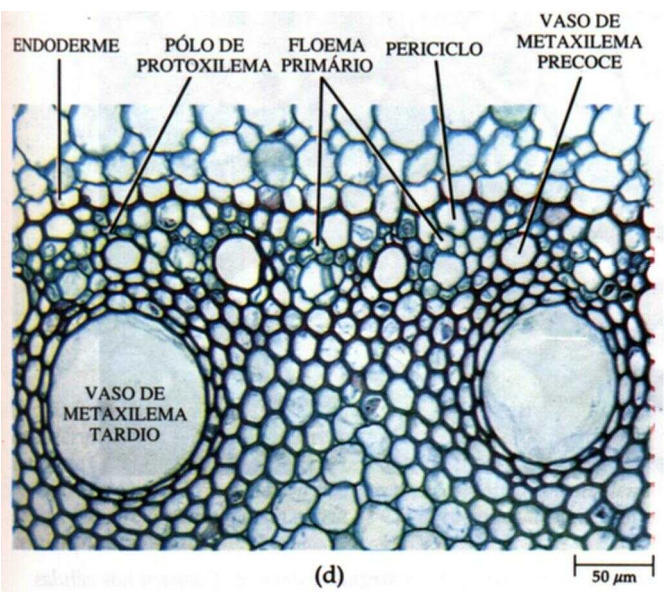
(a) 500 μm



(b) 100 μm



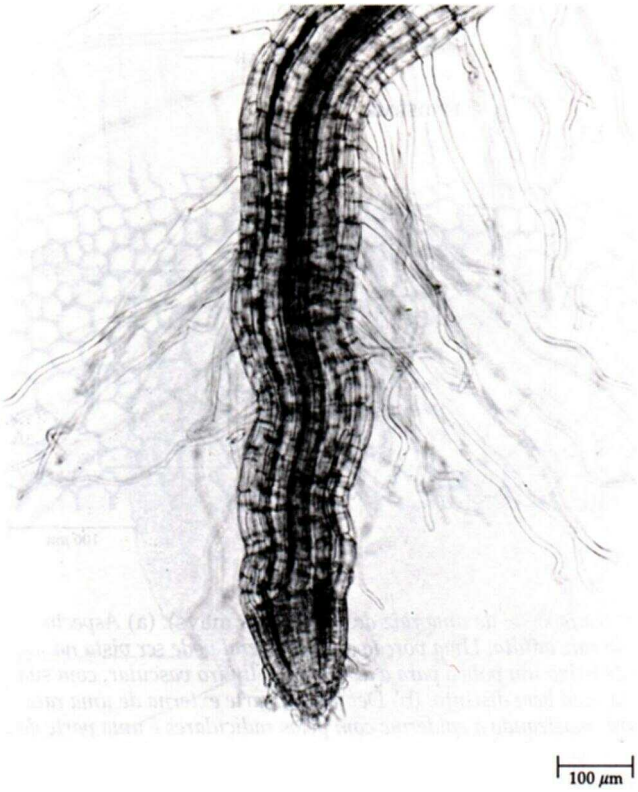
(c) 50 μm



(d) 50 μm

22.9
Secção transversal de uma raiz de milho (Zea mays). (a) *Aspecto geral da raiz adulta. Uma porção da raiz lateral pode ser vista na parte de baixo um pouco para a direita. O cilindro vascular, com sua medula, está bem distinto.* (b) *Detalhe da parte externa de uma raiz madura, mostrando a epiderme com pêlos radiculares e uma parte do córtex. A camada externa do parênquima cortical está diferenciada numa exoderme com arranjo compacto das células. Note os espaços (ponta das setas) entre as demais células corticais.* (c) *Detalhe de um cilindro vascular imaturo.* (d) *Detalhe do cilindro vascular maduro.*

22.10
Uma plântula de rabanete. Repare a testa descartada da semente, os cotilédones, o hipocótilo curvado e a raiz primária com numerosos pêlos radiculares. A maior parte da captação de água e mineral ocorre através dos pêlos radiculares, que se desenvolvem imediatamente atrás da ponta da raiz em crescimento.



22.11
Raiz de uma plântula de capim-panasco (Agrostis tenuis), *mostrando pêlos radiculares. Os pêlos radiculares chegam a 1,3 cm de comprimento e podem completar seu crescimento em questão de horas. Cada pêlo tem uma vida relativamente curta, mas a formação de novos pêlos e a morte dos pêlos mais velhos continuam, desde que a raiz esteja em crescimento.*

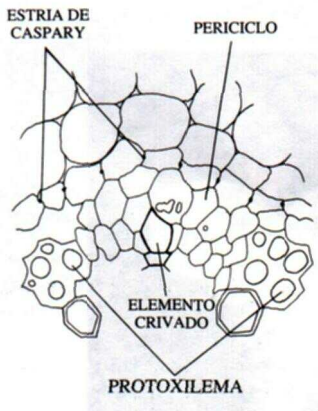
lamela suberificada, consistindo em camadas alternadas de cera e suberina, é eventualmente depositada do lado interno de todas as paredes das células endodérmicas. Em seguida, há deposição de celulose, a qual pode se tornar lignificada (Figs. 22.14 e 22.15). Estas mudanças na endoderme começam do lado oposto aos feixes de floema e se expandem em direção ao protoxilema (Fig. 22.8d). No lado oposto aos pólos de protoxilema, algumas células endodérmicas podem permanecer com paredes delgadas e reter suas estrias de Caspary por um período prolongado. Tais células são denominadas **células de passagem** e, na maioria das espécies, elas eventualmente se suberificam.

As raízes de muitas angiospermas têm uma segunda camada de células justapostas com estrias de Caspary. Esta camada, chamada **exoderme**, desenvolve-se de camada ou de camadas mais externas de células do córtex. O desenvolvimento das estrias de Caspary é rapidamente seguido por deposição de uma lamela de suberina e, no mínimo em algumas espécies, também por deposição de uma camada de celulose. As paredes celulares suberificadas da exoderme aparentemente reduzem a perda de água da raiz para o solo e proporcionam uma defesa contra o ataque de microrganismos. (Ver Cap. 28 para uma posterior discussão do papel da exoderme e da endoderme no movimento de água e solutos através da raiz.)

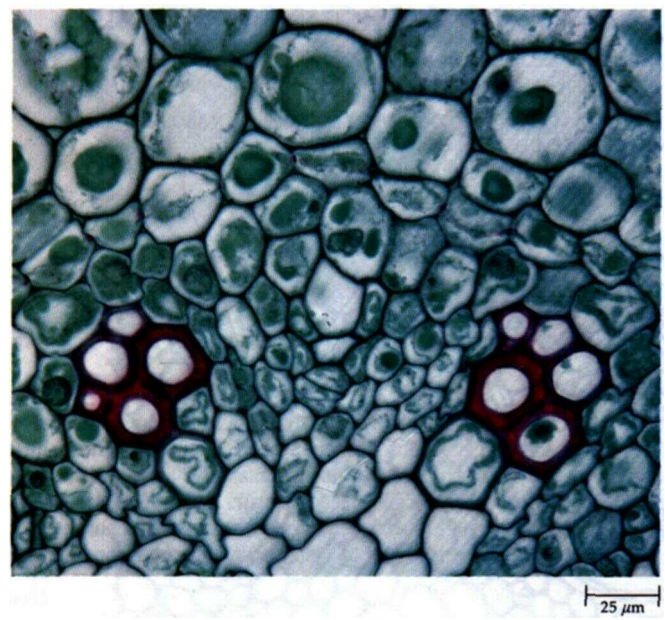
CILINDRO VASCULAR

O cilindro vascular da raiz consiste em tecidos vasculares e em uma ou mais camadas de células, o **periciclo**, que circunda completamente os tecidos vasculares (Figs. 22.8 e 22.9). Nas raízes jovens, o periciclo é composto de células parenquimáticas com paredes primárias, mas, com o passar dos anos, as células do periciclo podem desenvolver paredes secundárias (Fig. 22.9).

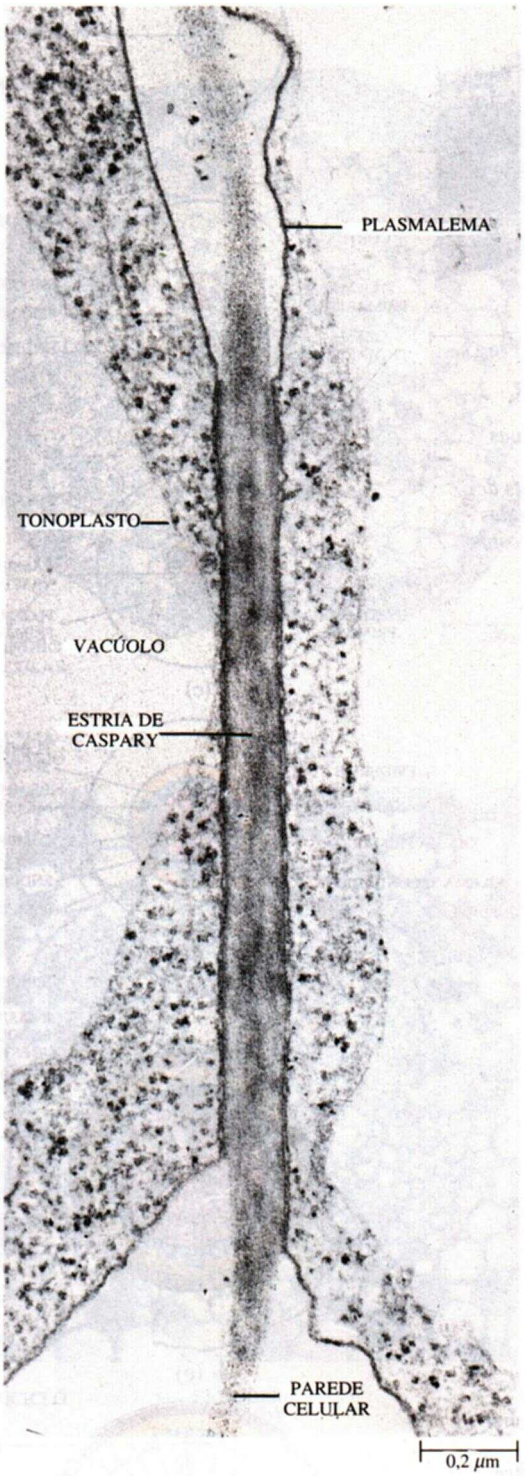
O periciclo desempenha vários papéis importantes. Na maioria das plantas com sementes, as raízes laterais surgem no pe-



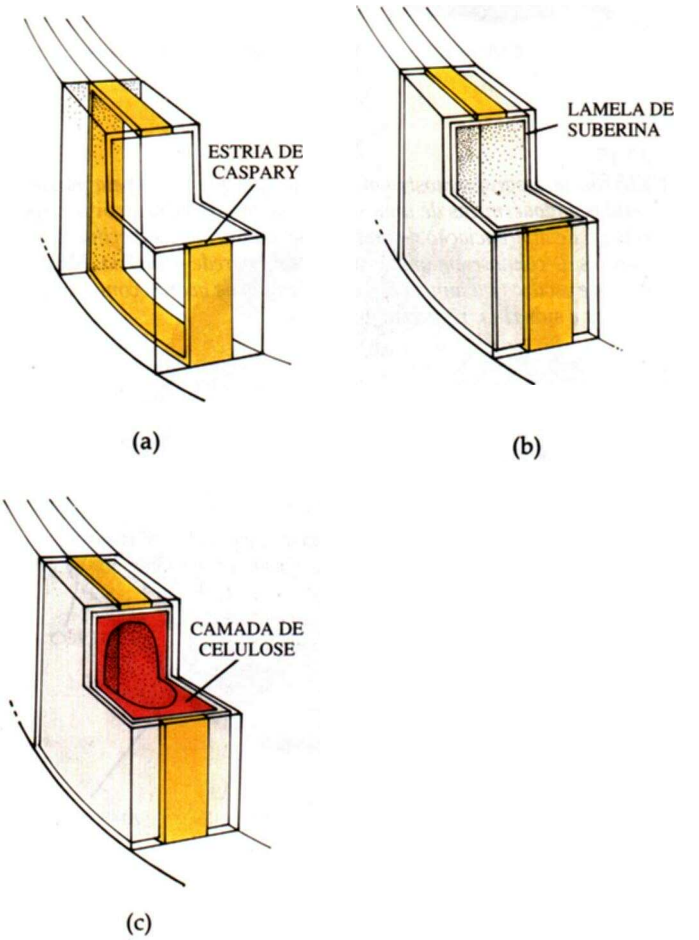
22–12



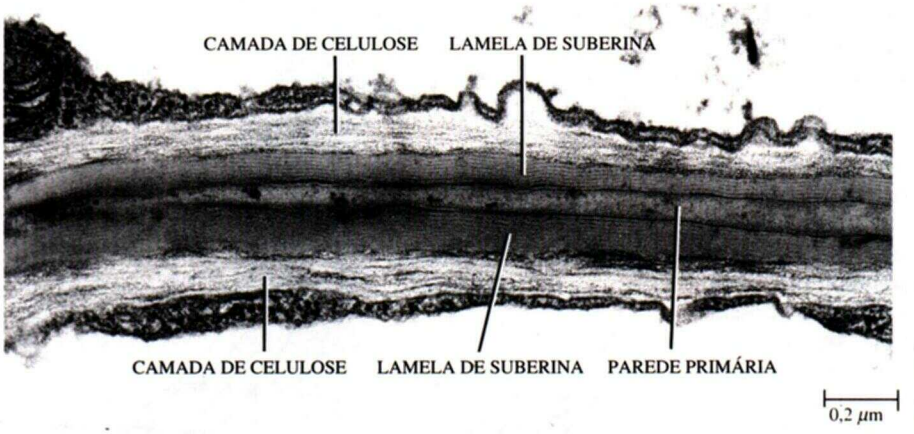
22.12
Vista, em aumento maior, de parte de uma raiz indiferenciada de um ranúnculo (Ranunculus sp.), *mostrando estrias de Caspary nas células endodérmicas. Note que os protoplastos plasmolisados das células da endoderme aderem-se às estrias.*



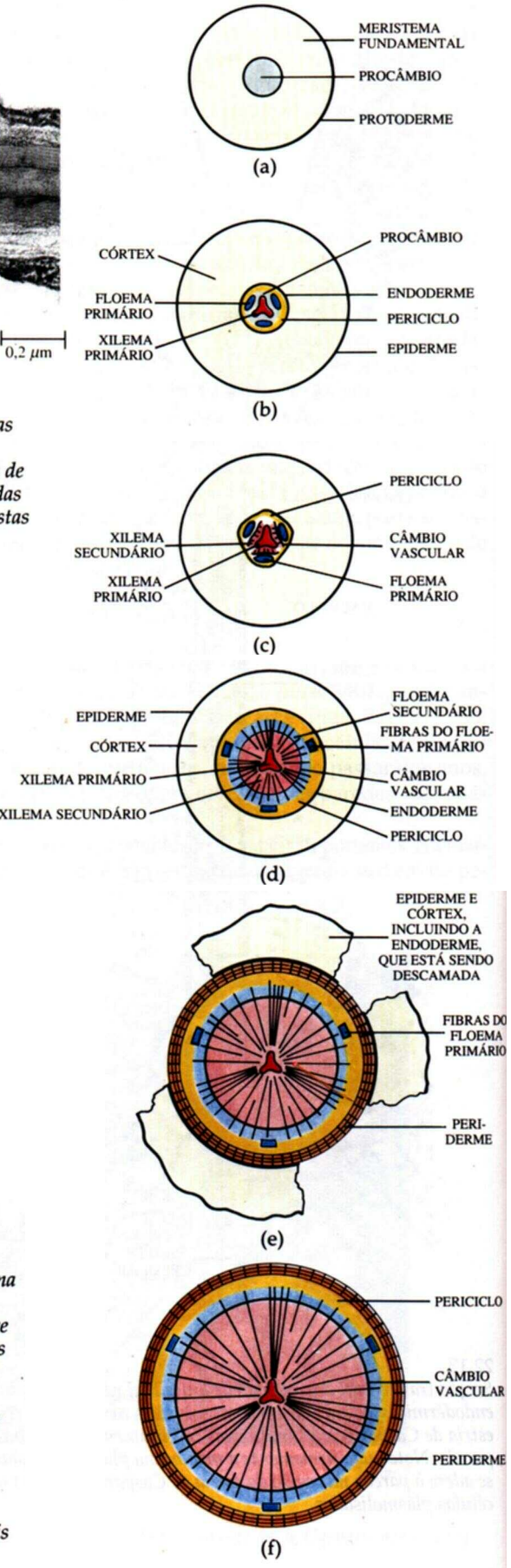
22.13
Secção transversal de uma parede anticlinal radial entre duas células endodérmicas na raiz de um Convolvulus arvensis. *A região da estria de Caspary está corada mais intensamente do que o resto da parede. Note quão firmemente a membrana plasmática (plasmalema) se adere à parede na região da estria de Caspary em cada uma destas células plasmolisadas.*



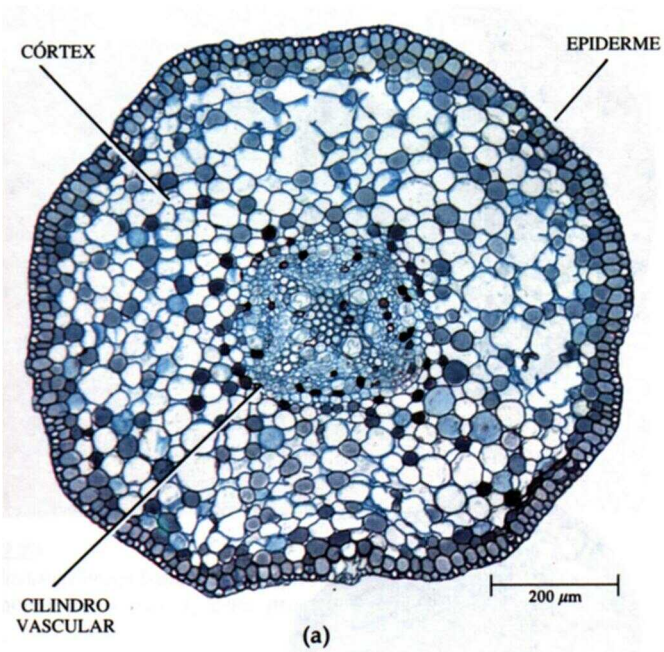
22.14
Diagramas tridimensionais mostrando três estágios de desenvolvimento de uma célula endodérmica de uma raiz em estado primário. (a) *Inicialmente, a célula endodérmica é caracterizada pela presença de uma estria de Caspary nas suas paredes anticlinais.* (b) *Em seguida, uma lamela de suberina se deposita internamente por todos os lados da parede.* (c) *Por último, a lamela de suberina é coberta por uma camada de celulose espessa e freqüentemente lignificada. O lado de fora da raiz está ao lado esquerdo em todos os diagramas.*

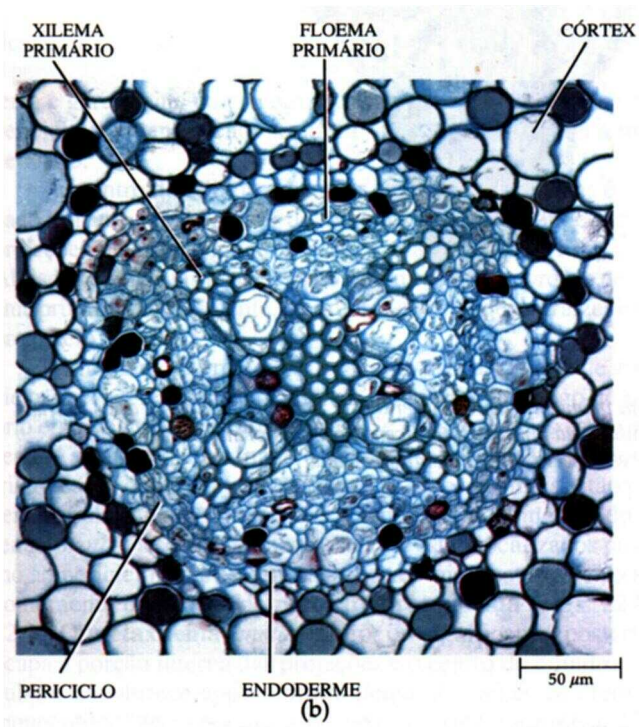


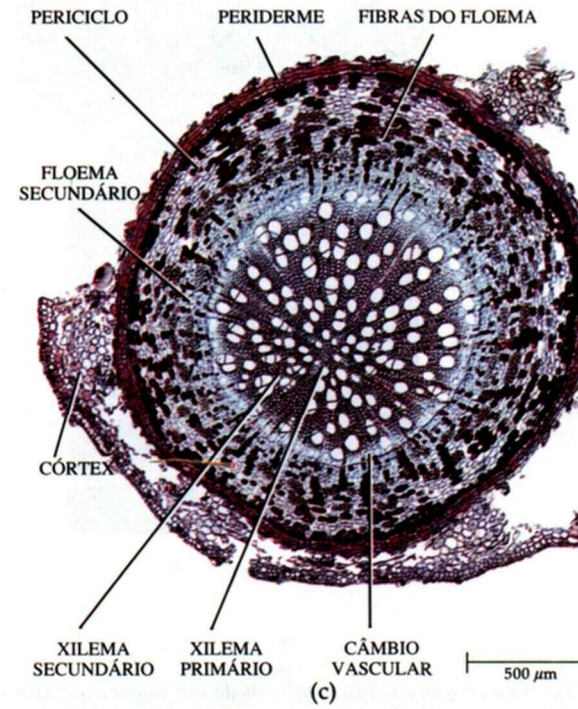
22.15
Elétron-micrografia mostrando uma secção que passa pela parede anticlinal entre duas células endodérmicas de uma raiz de aboboreira (Cucurbita pepo). *Neste último estágio de diferenciação da endoderme, a lamela de suberina está coberta por camadas de paredes de celulose em ambos os lados da parede primária. Note a alternância de bandas claras e escuras na lamela de suberina que, de acordo com a interpretação, são compostas de cera e suberina, respectivamente.*



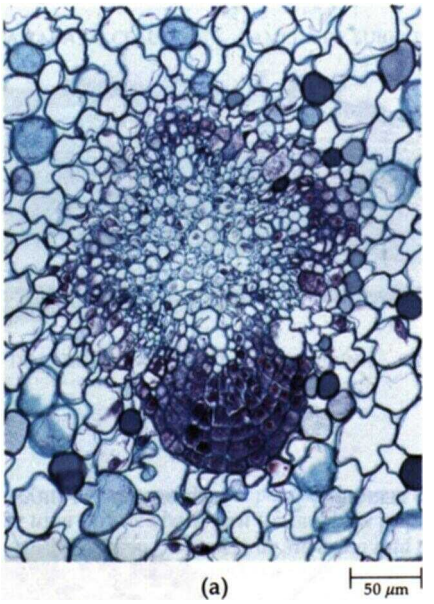
22.16
Desenvolvimento da raiz de uma dicotiledônea lenhosa. (a) *Em estágio inicial do desenvolvimento primário; mostrando os meristemas primários.* (b) *Ao completar o crescimento primário, mostrando os tecidos primários mais o procâmbio entre o xilema e o floema primário.* (c) *Origem do câmbio vascular. Na raiz triarca, representada aqui, a atividade cambial se iniciou em três regiões independentes de procâmbio, entre os três cordões de floema primário e o xilema primário. As células do periciclo opostas aos três pólos de protoxilema também contribuirão para formar o câmbio vascular. Uma certa quantidade de xilema secundário já foi produzida pelo câmbio vascular recém-formado, de origem procambial.* (d) *Um pouco de floema e xilema secundários adicionais foram formados, separando posteriormente o floema primário do xilema primário. Uma periderme ainda não foi formada.* (e) *Em seguida, há a formação de floema e xilema secundários adicionais e de uma periderme.* (f) *No final do primeiro ano de desenvolvimento, mostrando o efeito do crescimento secundário — incluindo formação de periderme — no corpo primário da planta. De* (d) *até* (f) *as linhas radiais representam os raios.*

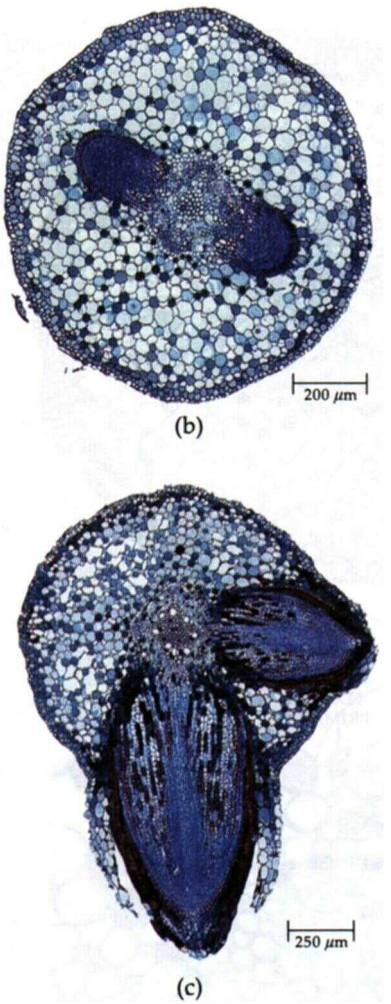




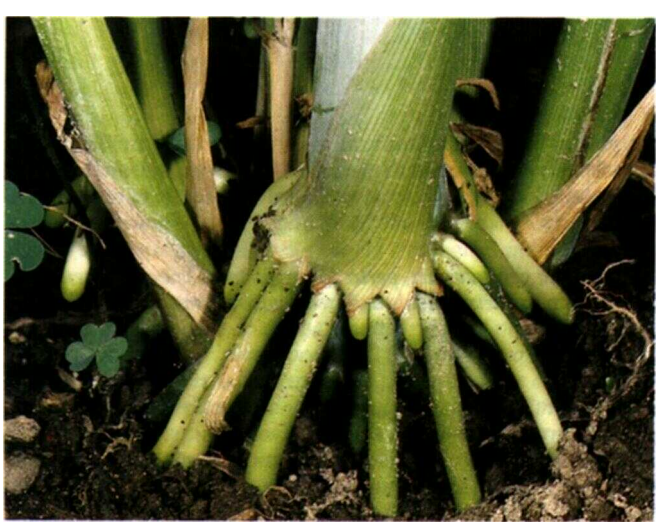


22.17
Secções transversais da raiz do salgueiro (Salix sp.), *que se tornaram lenhosas.* (a) *Vista geral da raiz, perto de completar o seu crescimento primário.* (b) *Detalhe do cilindro vascular primário.* (c) *Vista geral de raízes no final do primeiro ano de desenvolvimento, mostrando os efeitos do crescimento secundário no corpo primário da planta.*





22.18
Três estágios na origem das raízes laterais de um salgueiro (Salix sp.). (a) *Um primórdio de raiz lateral está presente (abaixo) e duas outras estão iniciando o seu desenvolvimento na região do periciclo. O cilindro vascular está ainda muito jovem.* (b) *Dois primórdios de raiz penetrando o córtex.* (c) *Uma raiz lateral que alcançou o exterior, e outra que está perto de completar sua saída.*



22.19
Raízes-escoras de milho (Zea mays), *um tipo de raiz adventícia.*

22.20
Pneumatóforos (raízes de aeração) da siriúba (Laguncularia racemosa), *saindo da lama, próximo à base de uma árvore.*

riciclo. Em plantas que apresentam crescimento secundário, o periciclo contribui com o câmbio vascular oposto ao protoxilema e geralmente dá origem ao primeiro câmbio da casca.* O periciclo freqüentemente prolifera — isto é, dá origem a mais periciclo.

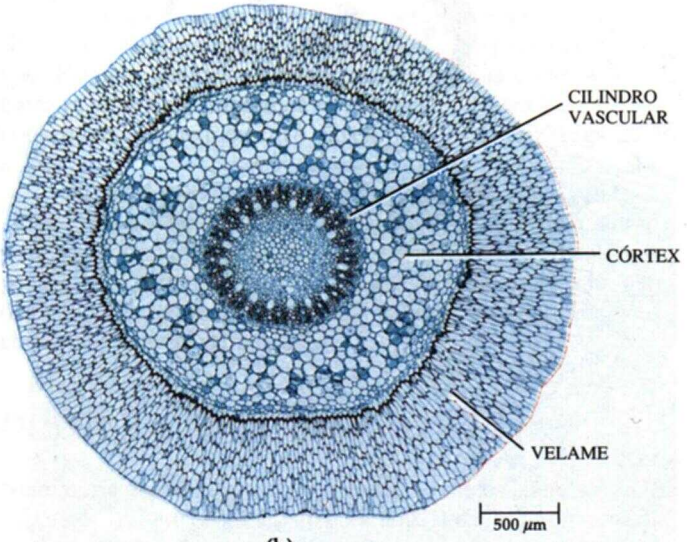
O centro do cilindro vascular da maioria das raízes é ocupado por um núcleo sólido de xilema primário de onde partem projeções que se estendem em direção ao periciclo (Fig. 22.8). Alojados entre estas projeções do xilema estão os cordões de floema primário. Obviamente, o cilindro vascular nestas raízes é um protostelo (ver Cap. 16).

O número de projeções do xilema primário varia de espécie para espécie, às vezes variando até mesmo ao longo do próprio eixo de uma determinada raiz. Se duas projeções estão presentes, a raiz é denominada diárquea; se três estão presentes, triárquea; se quatro, tetrárquea (Fig. 22.8); e se muitas estão presentes, poliárquea** (Fig. 22.9). Os primeiros elementos do xilema (*proto-*) a se diferenciarem na raiz estão localizados próximo ao periciclo, e as extremidades das projeções do xilema são comumente chamadas de **pólos de protoxilema** (Figs. 22.8 e 22.9). O **metaxilema** (*meta-* tardio, ou significando posterior) ocupa a porção interna das projeções e o centro do cilindro vascular e amadurece após o protoxilema. As raízes de algumas monocotiledôneas (por exemplo, do milho) têm uma medula*** (Fig. 22.9), que a maioria dos botânicos interpreta como um tecido potencialmente vascular.

Efeito do Crescimento Secundário no Corpo Primário da Raiz

Como foi mencionado anteriormente, o crescimento secundário em raízes e caules consiste na formação de (1) tecidos vasculares secundários — xilema e floema secundários — a partir de um câmbio vascular e (2) periderme, composta principalmente de súber (cortiça), a partir de um câmbio da casca. Comumente, as raízes de monocotiledôneas não apresentam crescimento secundário e, por isso, consistem completamente em tecidos primários. Além destas, raízes de muitas dicotiledôneas herbáceas formam pouco ou nenhum tecido secundário e permanecem com uma composição predominantemente primária. (Ver no Cap. 24

(a)



(b)

22.21
(a) *Raízes aéreas de uma orquídea epífita* (Oncidium sphacelatum).
(b) *Corte transversal de uma raiz de orquídea, mostrando uma epiderme múltipla ou velame.*

* N.T.: O câmbio da casca é também chamado felogênio.

** N.T.: Árqueo vem de *archeon* (grego), que quer dizer antigo, significando que estes são os primeiros elementos de xilema que se diferenciam (*cf.* Oliveira-Babinski, M.E.C.B. & Mussa, D. 1986-Bol. IG-USP, Inst. Geociênc., Univ. S. Paulo, 17:1-147).

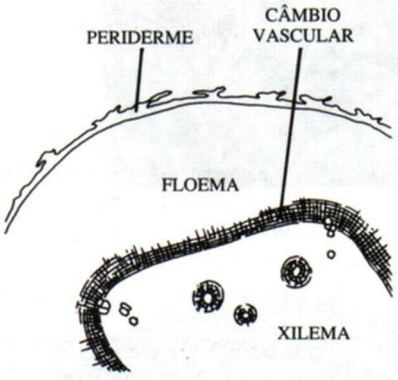
*** N.T.: Por se tratar de uma raiz adventícia, de origem caulinar.

22.22
Uma epífita (Dischidia rafflesiana), *ou* "flower pot plant". (a) *Uma folha modificada, ou "jarra", que coleta resíduos e água de chuva.* (b) *Folha modificada cortada e aberta para mostrar as raízes que crescem dentro dela.*

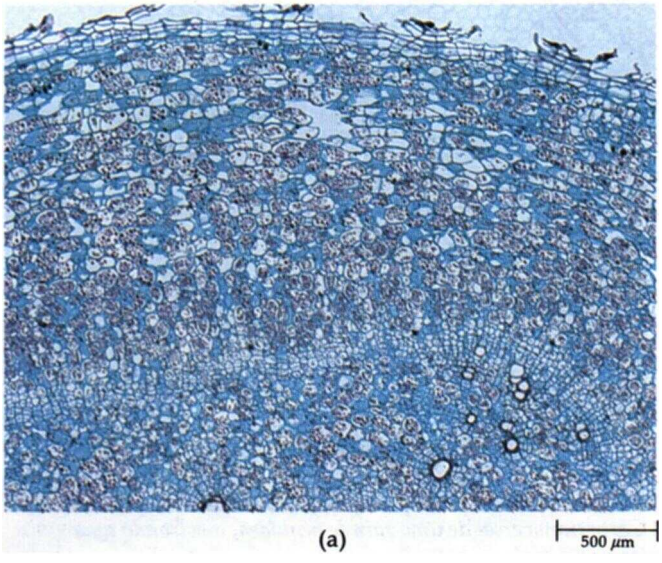
discussões sobre o câmbio vascular e sobre periderme e lenticelas.)

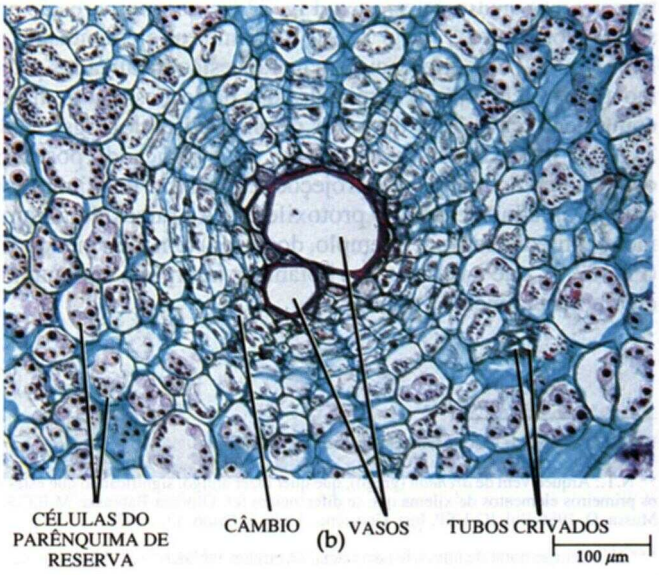
Nas raízes que exibem crescimento secundário, o câmbio vascular se inicia por divisões de células procambiais que permanecem meristemáticas e estão localizadas entre o xilema e o floema primários, em partes da raiz que não estão muito longe da região de crescimento. Assim, dependendo do número de cordões de floema existentes na raiz, duas ou mais regiões de atividade cambial, independentes, se iniciam mais ou menos simultaneamente (Fig. 22.16). Logo depois, as células do periciclo opostas aos pólos de protoxilema também se dividem, e as células irmãs internas resultantes daquelas divisões contribuem para formar o câmbio vascular. Agora, o câmbio contorna completamente a massa central de xilema.

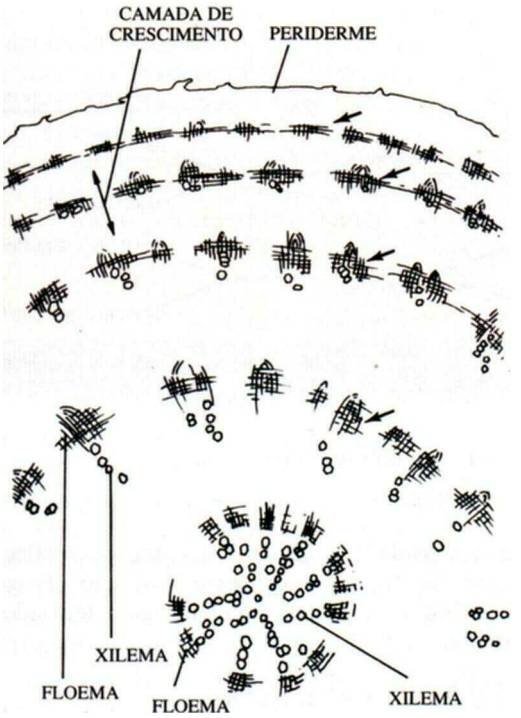
Tão logo é formado, o câmbio vascular oposto aos cordões de floema começa a produzir xilema secundário para o lado de dentro e, no decorrer do processo, os cordões de floema primário são deslocados de suas posições entre as projeções de xilema

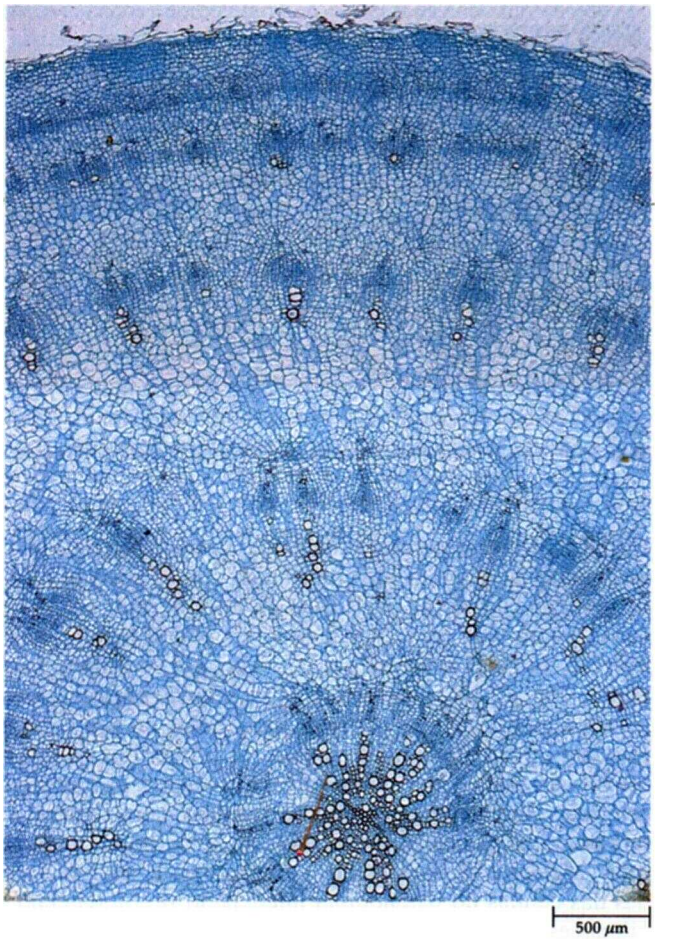


22.23
Secções transversais da raiz de uma batata-doce (Ipomoea batatas). (a) *Aspecto geral.* (b) *Detalhe do xilema, mostrando o câmbio em torno dos vasos.*









22.24
Secção transversal de uma raiz de beterraba (Beta vulgaris), *com câmbio supranumerário, indicado pelas setas do diagrama. O câmbio vascular original produz relativamente pouca quantidade de xilema e floema secundário (no centro da raiz).*

primário. Ao mesmo tempo, o câmbio oposto aos pólos de protoxilema está em divisão ativa, o câmbio como um todo possui um contorno circular e o floema primário já se separou do xilema primário (Fig. 22.16).

Por repetidas divisões para o lado de dentro e para o lado de fora, xilema e floema secundários são adicionados à raiz (Figs. 22.16 e 22.17). Em algumas raízes, o câmbio vascular derivado do periciclo forma raios largos, enquanto raios estreitos são produzidos em outras partes dos tecidos vasculares secundários. Os raios consistem em fileiras de células parenquimáticas que se estendem, radialmente, no xilema e no floema secundários.

Com o aumento do xilema e do floema secundários em espessura, grande parte do floema primário é comprimido e obliterado. As fibras do floema primário podem ser os únicos componentes distinguíveis do que restou deste tecido (floema primário).

Na maioria das raízes lenhosas, a formação da periderme comumente segue o início da produção de xilema e floema secundários, originando-se através da divisão de células do periciclo. As células irmãs externas (derivadas externas) do periciclo em divisão juntam-se para formar um cilindro completo de **câmbio da casca**, o qual produz **súber** para o lado externo e **feloderme** para o lado interno. Conjuntamente, estes três tecidos — súber, câmbio da casca e feloderme — compõem a periderme. A periderme, ou mais especificamente o súber, substitui a epiderme como revestimento de proteção nessa porção da raiz. As células remanescentes do periciclo podem proliferar e dar origem a tecido que se assemelha a um córtex. Porções da periderme podem se diferenciar em lenticelas, que consistem em áreas esponjosas para permitir as trocas de gases entre a raiz e a atmosfera do solo. (Ver Cap. 24 para uma posterior discussão sobre as lenticelas.)

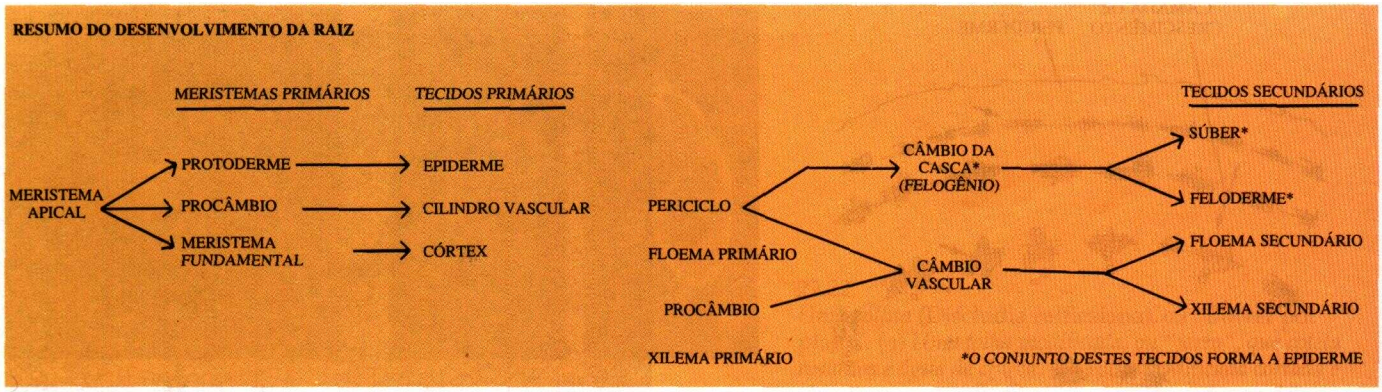
Com a formação da primeira periderme na raiz, o córtex (incluindo a endoderme) e a epiderme são separados do resto da raiz. Estando afastados do suprimento de água e minerais pela barreira altamente impermeável da casca, o córtex e a epiderme conseqüentemente morrem e são eliminados da raiz (Figs. 22.16 e 22.17).

No final do primeiro ano de crescimento, os seguintes tecidos estão presentes numa raiz lenhosa (de fora para dentro): possíveis remanescentes da epiderme e do córtex, periderme, periciclo, floema primário (fibras e células enrugadas de paredes delicadas), floema secundário, câmbio vascular, xilema secundário e xilema primário.

Origem das Raízes Laterais

Na maioria das plantas com sementes, as raízes laterais (ramificações da raiz) se originam no periciclo. Por elas terem uma origem profunda, a partir da raiz principal, as raízes laterais são chamadas de endógenas, o que significa "origem interna" (Figs. 22.3 e 22.18).

As divisões do periciclo que começam a formar as raízes laterais ocorrem a alguma distância da região de alongamento, nos tecidos radiculares parcial ou totalmente diferenciados.



22.25
Síntese do desenvolvimento de uma raiz de uma dicotiledônea com crescimento secundário no seu primeiro ano de vida.

Em raízes de angiospermas as derivadas tanto do periciclo quanto da endoderme comumente contribuem com o novo primórdio de raiz, apesar de as derivadas da endoderme, em muitos casos, terem vida breve. Quando a raiz lateral jovem, ou **primórdio de raiz**, aumenta em tamanho, ela se projeta para o córtex (Fig. 22.18), possivelmente secretando enzimas que digerem algumas células corticais localizadas no seu caminho. Enquanto estão ainda muito jovens, os primórdios de raiz desenvolvem coifa e meristema apical e aparecem os meristemas primários. Inicialmente, o cilindro vascular da raiz lateral e da raiz principal não estão conectados um ao outro. Os dois cilindros vasculares são conectados posteriormente, quando derivadas das células do parênquima intercalado se diferenciam em xilema e floema.

Raízes Aéreas e Raízes de Aeração

Raízes aéreas são raízes adventícias produzidas por estruturas que estão acima do solo. As raízes aéreas de algumas plantas servem de **raízes-escoras**, dando suporte, como na planta de milho (Fig. 22.19). Quando elas entram em contato com o solo, ramificam-se e participam também da absorção de água e minerais. Raízes-escoras são produzidas nos caules e ramos de numerosas árvores tropicais, como o mangue vermelho (*Rhizophora mangle*),* a figueira de bengala (*Ficus benghalensis*) e algumas palmeiras. Outras raízes aéreas, como as da hera (*Hedera helix*), agarram-se à superfície de estruturas como paredes e servem de suporte para o caule escandente.

As raízes precisam de oxigênio para a respiração, razão pela qual grande parte das plantas não pode viver em solos sem drenagem adequada e, conseqüentemente, sem aeração. Algumas árvores que crescem em habitats brejosos desenvolvem raízes que apresentam partes que crescem para fora da água. Por isso, as raízes dessas árvores servem não somente para fixar, mas também para arejar a planta. Por exemplo, o sistema radicular da *Avicennia germinans* desenvolve extensões com geotropismo negativo chamadas **pneumatóforos** (raízes de aeração), que crescem para cima e saem da lama, possibilitando uma aeração adequada (Fig. 22.20). Uma função semelhante foi atribuída aos "joelhos" do cipreste-do-brejo (*Taxodium distichum*; ver Fig. 17.27), mas esta idéia, agora, tem sido colocada em dúvida.

ADAPTAÇÕES ESPECIAIS

Muitas adaptações de raízes são encontradas entre as epífitas — plantas que crescem sobre outras plantas, mas sem parasitá-las. A epiderme da raiz de orquídea, por exemplo, tem várias camadas de espessura (Fig. 22.21) e, em algumas espécies, é o único órgão fotossintético da planta. Esta epiderme múltipla, chamada velame, fornece proteção mecânica ao córtex, ao mesmo tempo em que reduz a perda de água. O velame também pode funcionar como uma estrutura de absorção de água.

Entre as epífitas, *Dischidia rafflesiana*, a "*flower pot plant*" possui uma modificação muito incomum. Algumas de suas folhas são planas e suculentas, enquanto outras formam recipientes ocos semelhantes a "jarras" (*flower pots*) que coletam partículas e água de chuva (Fig. 22.22). Colônias de formigas vivem nessas jarras e aumentam o suprimento de nitrogênio para a planta. Raízes formadas no nó acima da folha modificada crescem para baixo e vão para o interior da jarra, de onde elas absorvem água e minerais.

Adaptações para a Reserva de Alimentos

Grande parte das raízes são órgãos de armazenamento e, em algumas plantas, elas são especializadas para essa função. Estas raízes são tuberosas por causa de uma abundância de parênquima de reserva, que é permeado pelo tecido vascular. O desenvolvimento de algumas raízes de reserva, tais como a da cenoura (*Daucus carota*), é similar, na essência, àquelas das raízes comuns, exceto pela predominância de células parenquimáticas no xilema e no floema secundário destas raízes de reserva. A raiz de batata-doce (*Ipomoea batatas*) se desenvolve de modo semelhante à da cenoura; entretanto, na raiz de batata-doce células do câmbio vascular adicional desenvolvem-se no xilema secundário em torno de um vaso ou grupos de vasos (Fig. 22.23). Estes câmbios adicionais, enquanto produzem poucos elementos traqueais próximo aos vasos e poucos elementos de tubo crivado distante deles, produz principalmente células do parênquima de reserva em ambas as direções. Na beterraba (*Beta*

* N.T.: N.L. de Menezes demonstrou não serem raízes, mas caules com crescimento geotrópico positivo, formando raízes nas extremidades (*cf.* Menezes, N.L. 1993. XV International Botanical Congress, Tokyo).

vulgaris), por exemplo, grande parte do aumento da raiz em espessura resulta do desenvolvimento de câmbios extras (câmbios supranumerários) em torno do câmbio vascular original (Fig. 22.24). Estas camadas concêntricas de câmbios, que lembram superficialmente anéis de crescimento nas raízes e caules lenhosos, produzem xilema repleto por parênquima para o lado de dentro e floema para o lado de fora. A porção superior da maioria das raízes tuberosas, na verdade, desenvolve-se do hipocótilo.

Resumo

Raízes são órgãos especializados em fixação, absorção, reserva e condução. Gimnospermas e dicotiledôneas comumente produzem sistemas pivotantes, enquanto monocotiledôneas usualmente produzem sistemas radiculares fasciculados. A extensão do sistema radicular depende de vários fatores, mas a grande massa de raízes de nutrição se encontra nos metros mais próximos à superfície do solo.

Os meristemas apicais da maioria das raízes contêm um centro quiescente, sendo que grande parte das atividades meristemáticas, ou divisão celular, ocorre a uma curta distância das iniciais apicais. Junto a esta região de divisão celular, duas outras regiões de crescimento — a região de alongamento e a região de maturação — podem ser visualizadas na extremidade da raiz. Durante o crescimento primário, o meristema apical dá origem a três meristemas primários — protoderme, meristema fundamental e procâmbio — que se diferenciam em epiderme, córtex e cilindro vascular, respectivamente. Além disso, o meristema apical produz a coifa, que serve para proteger o meristema e auxiliar a raiz na sua penetração no solo.

Muitas células epidérmicas da raiz desenvolvem pêlos radiculares, que aumentam grandemente a superfície de absorção da raiz. Com exceção da endoderme, o córtex contém numerosos espaços intercelulares. As células da endoderme, que estão justapostas e limitam o córtex internamente, contêm estrias de Caspary nas paredes anticlinais. Conseqüentemente, todas as substâncias que passam do córtex para o cilindro vascular ou vice-versa devem atravessar os protoplastos das células endodérmicas. As raízes de muitas angiospermas também possuem uma exoderme, que limita externamente o córtex e também consiste em uma camada compacta de células com estrias de Caspary.

O cilindro vascular consiste em um periciclo e nos tecidos vasculares primários, que estão completamente envolvidos pelo periciclo. O xilema primário comumente ocupa o centro do cilindro vascular e possui projeções que se alternam com cordões de floema primário.

O crescimento secundário ocasiona uma ruptura no corpo primário da raiz, quando os cordões de floema primário são separados do xilema primário através da formação de xilema e floema secundários pelo câmbio vascular. Nas raízes, o câmbio vascular se origina, em parte, do procâmbio, que permaneceu indiferenciado entre o xilema primário e os cordões do floema primário, e, em parte, do periciclo oposto às expansões do xilema primário. Na maioria das raízes lenhosas, o câmbio da casca da primeira periderme origina-se do periciclo. Como conseqüência, a formação da periderme acaba por isolar e, por último, separar o córtex e a epiderme do resto da raiz. A Fig. 22.25 apresenta uma síntese do desenvolvimento da raiz de uma dicotiledônea lenhosa, começando com o meristema apical e terminando com os tecidos secundários produzidos durante o primeiro ano de crescimento.

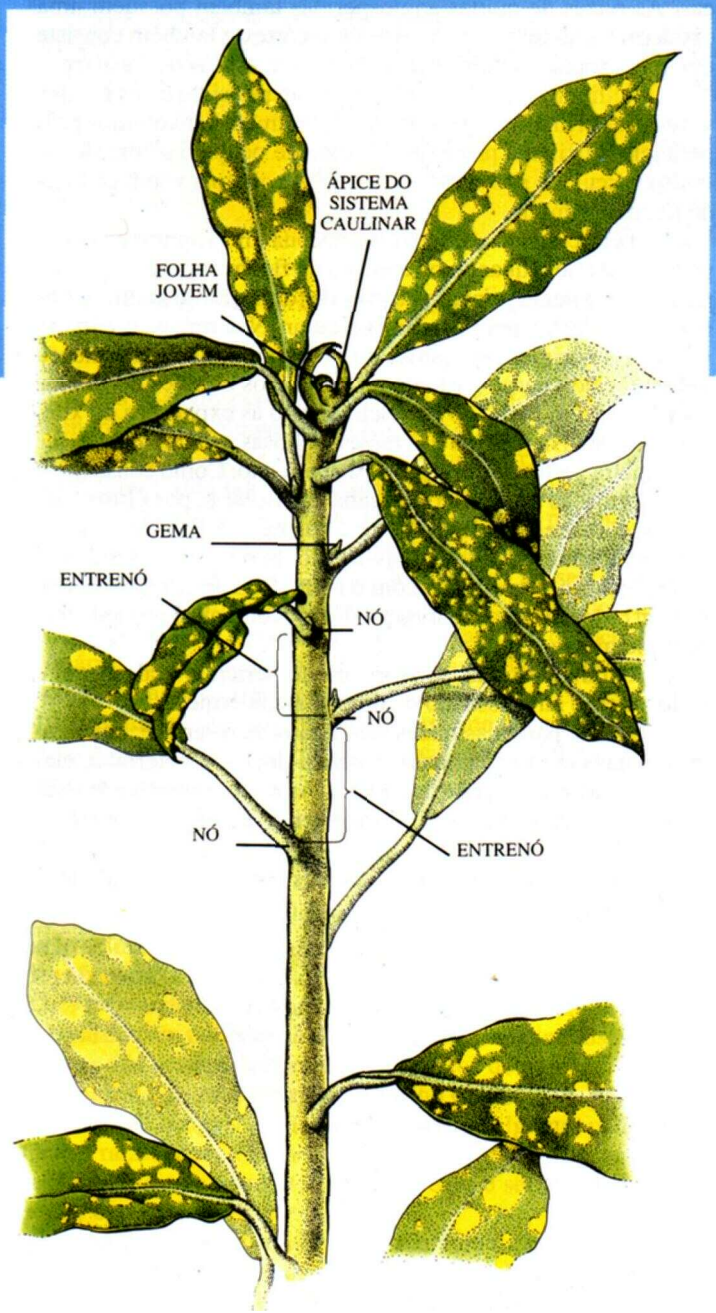
As raízes laterais se originam no periciclo e alcançam o meio externo atravessando o córtex e a epiderme.

Grande parte das raízes são órgãos de reserva e, em algumas plantas como a cenoura, a batata-doce e a beterraba, elas são especializadas para esta função. As raízes tuberosas possuem um abundante parênquima de reserva permeado por tecido vascular.

A sugestão de leituras adicionais sobre este capítulo aparece no final do Cap. 24.

CAPÍTULO 23

O Sistema Caulinar: Estrutura Primária e Desenvolvimento

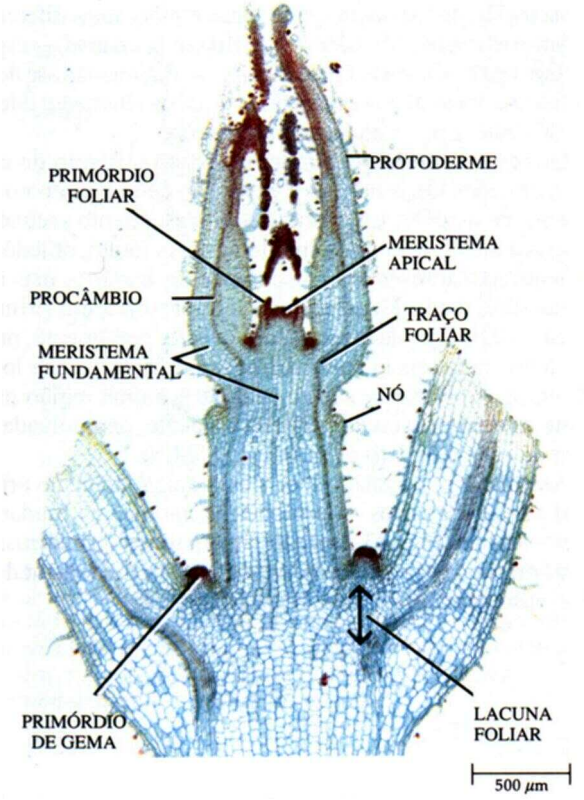


23.1
Uma porção do sistema caulinar de Croton. *As folhas de* Croton, *uma dicotiledônea, são manchadas e dispostas espiraladamente ao longo do caule. No ápice, as folhas apresentam-se dispostas tão próximo umas das outras que os nós e entrenós não são distinguíveis como regiões separadas do caule. O crescimento em comprimento do caule entre as sucessivas folhas, que estão inseridas ao nível dos nós, resulta na formação dos entrenós.*

O sistema caulinar, constituído pelo caule propriamente dito e pelas folhas, inicia sua formação durante o desenvolvimento do embrião, podendo ser representado pela plúmula, a qual consiste em um eixo caulinar (o epicótilo), um ou mais **primórdios foliares** (folhas rudimentares) e um meristema apical. (A plúmula pode ser considerada a primeira gema da planta.) Com a retomada do crescimento do embrião durante a germinação da semente, novas folhas desenvolvem-se a partir do meristema apical e o caule se alonga, diferenciando-se em nós e entrenós. Gradualmente, **primórdios de gemas** formam-se nas axilas das folhas (Figs. 23.1 e 23.2) e, eventualmente, estes seguirão uma seqüência de crescimento e diferenciação mais ou menos similar àquela da primeira gema. Este padrão é repetido muitas vezes à medida que o sistema caulinar é formado.

Comumente, o crescimento da gema terminal de um caule inibe o desenvolvimento das gemas laterais, fenômeno este conhecido como **dominância apical** (ver Cap. 25). À medida que aumenta a distância entre o ápice caulinar e as gemas laterais, a influência inibidora da gema terminal diminui e as gemas laterais prosseguem seu desenvolvimento. (Esta é a razão pela qual a poda dos ápices caulinares, uma prática comum entre os jardineiros, resulta em plantas mais arbustivas e mais ramificadas.)

As duas funções principais associadas aos caules são condução e suporte. As substâncias produzidas nas folhas são transportadas através do caule, via floema, para os locais de consumo, incluindo folhas, caule e raízes em crescimento, assim como flores, sementes e frutos em desenvolvimento. Grande parte do material nutritivo é armazenado em células do parênquima das raízes, sementes e frutos, mas caules também constituem importantes órgãos de reserva, e alguns, tais como os caules subterrâneos da batatinha, são especificamente adaptados à armazenagem. As folhas — os principais órgãos fotossintetizantes da planta — são sustentadas pelos caules, que as colocam em posições favoráveis para a exposição à luz. Além disso, a maior parte da perda de vapor d'água pela planta ocorre através das folhas (ver Cap. 28). A condução da água no caule é feita via xilema, indo das raízes para as folhas.



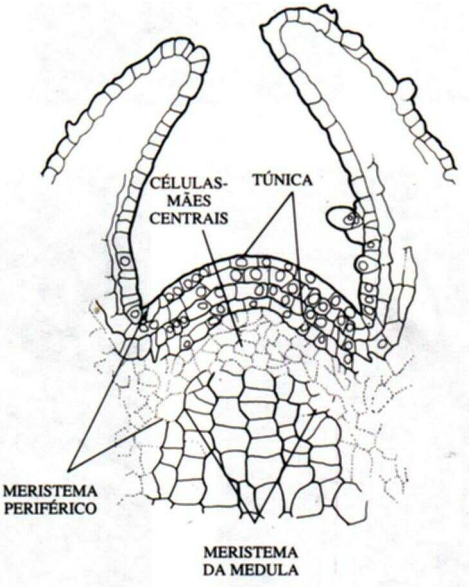
23.2
Secção longitudinal do ápice caulinar de uma planta muito comum em jardins, Coleus blumei, *uma dicotiledônea. As folhas em* Coleus *são opostas umas às outras nos nós e cada par sucessivo forma ângulos retos com o par anterior. Assim, as folhas do nó marcado estão em ângulos retos ao plano da secção. (Ver Cap. 23 para discussão sobre traços e lacunas foliares.)*

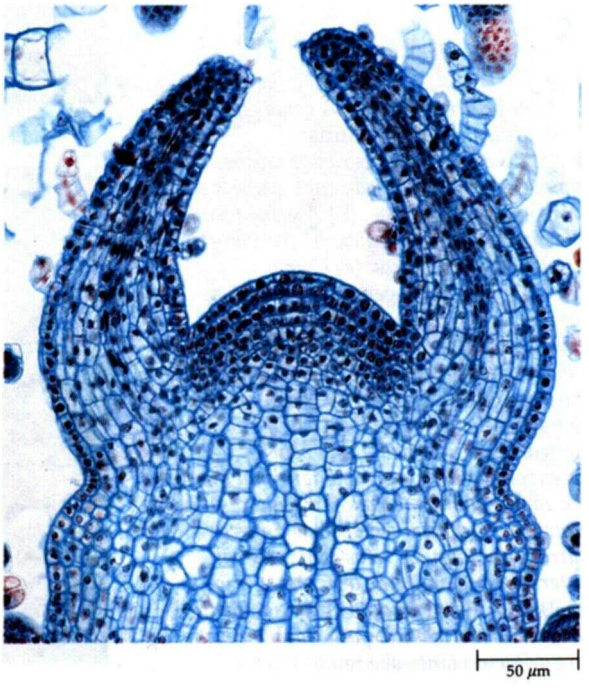
Origem e Crescimento dos Tecidos Primários do Caule

A organização do meristema apical do caule é mais complexa do que aquela da raiz. Além de produzir células para o corpo primário da planta, o meristema apical do caule está envolvido na formação dos primórdios foliares e dos primórdios das gemas (Fig. 23.2), os quais se desenvolvem em ramos laterais. O meristema apical do caule também difere daquele da raiz pela ausência de um revestimento protetor comparável à coifa.

O ápice caulinar vegetativo da maioria das plantas floríferas apresenta o tipo de organização denominado de **túnica-corpo** (Fig. 23.3). As duas regiões — túnica e corpo — são comumente distinguíveis pelos planos de divisão das células que nelas ocorrem. A túnica consiste em uma ou mais camadas de células localizadas perifericamente, que se dividem em planos perpendiculares à superfície do meristema (divisões anticlinais) e contribuem primariamente para o crescimento em superfície. O corpo consiste em uma massa de células localizadas abaixo das camadas da túnica. No corpo, as células dividem-se em vários planos aumentando o volume do caule em desenvolvimento. O corpo e cada camada da túnica têm suas próprias células iniciais.

Nos ápices caulinares de muitas angiospermas, a maior parte do corpo corresponde a uma área de células com vacúolos conspícuos, denominada de **zona de células-mães centrais** (Fig. 23.3). Esta é circundada pelo **meristema periférico**, que se origina parcialmente da túnica e parcialmente do corpo ou da zona de células-mães centrais. Abaixo das células-mães centrais está localizado o **meristema da medula**. As divisões celulares são relativamente pouco freqüentes na zona de células-mães centrais, em contraste com a zona periférica, que apresenta grande atividade mitótica. A protoderme sempre se origina da camada mais externa da túnica, enquanto o procâmbio e parte do





23.3
Detalhe do ápice caulinar de Coleus blumei, *mostrando a organização túnica-corpo. A zona de células-mães centrais corresponde ao corpo.*

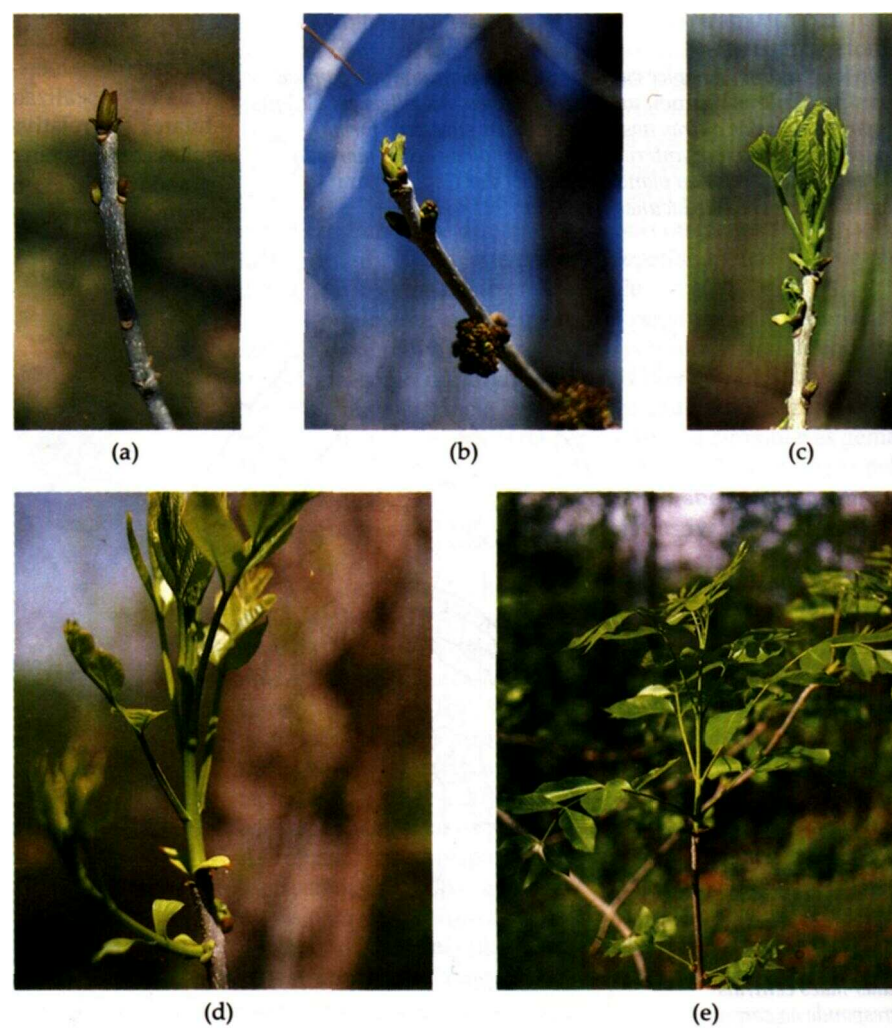
meristema fundamental (o córtex e algumas partes da medula) são derivados do meristema periférico. O resto do meristema fundamental (toda ou a maior parte da medula) é formado pelo meristema da medula.

Embora os tecidos primários do caule passem por períodos de crescimento similares àqueles da raiz, o caule não pode ser dividido ao longo do seu eixo em zonas de divisão celular, de alongamento e de maturação como nas raízes. O meristema apical do caule, quando em crescimento ativo, origina os primórdios foliares numa sucessão tão rápida que não podem ser distinguidos, a princípio, os nós e entrenós. Gradualmente, o crescimento começa a ocorrer entre os níveis de inserção das folhas; as partes alongadas do caule são reconhecidas como os entrenós e as porções do caule nas quais as folhas estão inseridas, como os nós (Fig. 23.4). Assim, o aumento em comprimento do caule ocorre, em grande parte, por alongamento internodal.

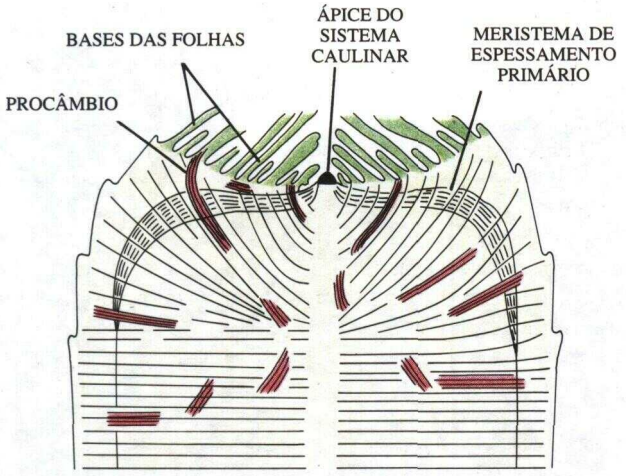
Comumente, a atividade meristemática causadora do alongamento do entrenó é mais intensa na base dos entrenós em desenvolvimento do que em qualquer outro local. Se o alongamento do entrenó ocorrer por um período prolongado, a região meristemática na base deste pode ser denominada **meristema intercalar** (uma região meristemática entre duas regiões mais diferenciadas). Certos elementos do xilema e do floema primários — especificamente o protoxilema e o protofloema — diferenciam-se dentro do meristema intercalar conectando as regiões altamente diferenciadas do caule acima e abaixo do meristema.

O crescimento em espessura do corpo primário do caule envolve divisões longitudinais e expansão celular tanto no córtex quanto na medula. Em plantas com crescimento secundário este espessamento primário é moderado. As monocotiledôneas geralmente não apresentam crescimento secundário, mas muitas delas, tais como as palmeiras, têm crescimento primário volumoso. Este tipo de crescimento ocorre, geralmente, próximo ao meristema apical (o qual freqüentemente parece localizar-se numa depressão no ápice caulinar), numa região relativamente estreita próxima à periferia do caule, denominada *meristema de espessamento primário* (Fig. 23.5).

Assim como na raiz, o meristema apical do caule origina os meristemas primários — protoderme, meristema fundamental e procâmbio (Fig. 23.2). Estes meristemas primários, por sua vez, originarão a epiderme, o meristema fundamental e os tecidos vasculares primários, respectivamente.



23.4
Estágios no crescimento das gemas terminal e laterais do freixo (Fraxinus pennsylvanica). (a) *Os ramos jovens estão compactamente arranjados nas gemas e são protegidos por escamas.* (b) *A gema terminal está aberta apenas o suficiente para mostrar as folhas rudimentares.* (c) *Com o desenvolvimento da gema, as escamas se dobram para trás. O ramo terminal está mais desenvolvido. Os pares dos folíolos das folhas compostas pinadas estão ainda próximos uns dos outros devido ao pouco alongamento dos entrenós.* (d) *O alongamento internodal está bem desenvolvido tanto no ramo terminal quanto nos ramos laterais (abaixo e à esquerda). Notar que as folhas são opostas umas às outras e em ângulos retos com cada par anterior, como no caule de* Coleus *(Fig. 23.2).* (e) *A continuação do alongamento internodal contribuiu para o aumento em comprimento tanto dos ramos laterais quanto do terminal.*

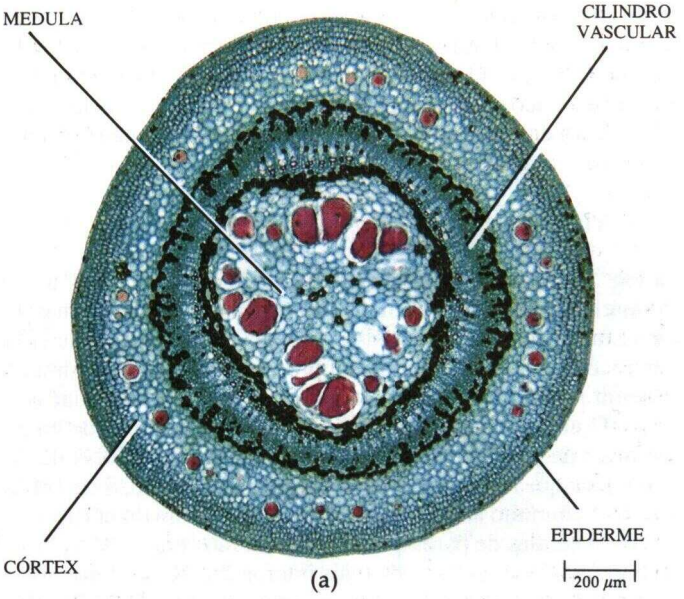


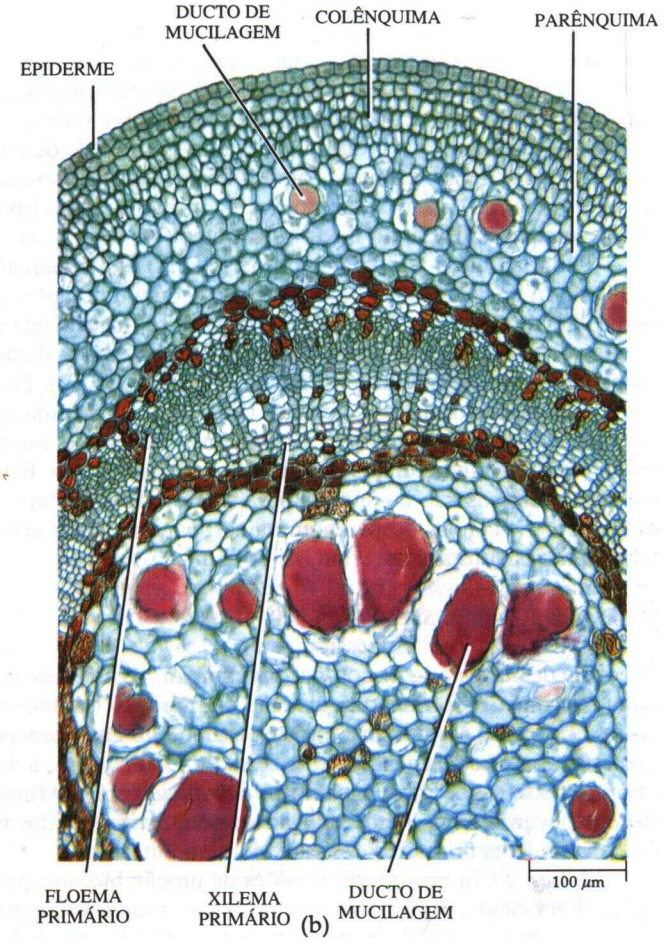
23.5
Representação diagramática da anatomia do ápice de uma monocotiledônea com caule espessado, porém sem crescimento secundário, tal como de uma palmeira. O aumento em espessura de tais caules é devido à atividade de um meristema de espessamento primário. O meristema apical e os primórdios das folhas mais jovens estão abaixo dos tecidos caulinares periféricos. No ápice do caule encontram-se fileiras de células justapostas.

Estrutura Primária do Caule

Existe uma variação considerável na estrutura primária dos caules das plantas com sementes, mas três tipos de organização básica podem ser reconhecidos: (1) Em algumas coníferas e dicotiledôneas, as células procambiais estreitas e alongadas — e, conseqüentemente, os tecidos vasculares primários, que se desenvolvem a partir delas — aparecem como um cilindro oco, mais ou menos contínuo, dentro do tecido fundamental (Fig. 23.6). A região externa do tecido fundamental é denominada **córtex** e a região interna, **medula.** (2) Em outras coníferas e dicotiledôneas, os tecidos vasculares primários desenvolvem-se como um cilindro de cordões isolados, separados uns dos outros pelo tecido fundamental (ver Fig. 23.8). O tecido fundamental separando os cordões procambiais (e, posteriormente, os feixes vasculares maduros) é contínuo com o córtex e a medula, sendo denominado de **parênquima interfascicular** (interfascicular significa "entre os feixes"). As regiões interfasciculares são freqüentemente denominadas **raios medulares**. Regiões interfasciculares estreitas também interconectam o córtex e a medula no primeiro tipo de organização, sendo contudo inconspícuas. (3) Nos caules da maioria das monocotiledôneas e de algumas dicotiledôneas herbáceas, a disposição dos cordões procambiais e dos feixes vasculares é mais complexa. Os tecidos vasculares não aparecem sob a forma de um único anel de feixes entre o córtex e a medula. Em vez disso, os tecidos vasculares comumente se desenvolvem em vários anéis de feixes ou como um sistema de feixes espalhados por todo o tecido fundamental. No último exemplo, o tecido fundamental, muitas vezes, não pode ser diferenciado em córtex e medula (ver Fig. 23.10).

O caule de tília (*Tilia americana*) será usado para exemplificar o primeiro tipo de organização. O segundo tipo será exemplificado pelos caules do sabugueiro-do-canadá (*Sambucus canadensis*), alfafa (*Medicago sativa*) e ranúnculo (*Ranunculus*), e o terceiro tipo, pelo caule do milho (*Zea mays*). Os caules do sabugueiro-do-canadá e de tília são também exemplos de caules





23.6
(a) *Secção transversal do caule de tília* (Tilia americana) *em estágio primário de crescimento. Os tecidos vasculares aparecem como um cilindro oco contínuo que divide o tecido fundamental em medula e córtex.* (b) *Detalhe de uma porção do mesmo caule.*

que apresentam crescimento secundário. (Eles serão reapresentados durante a discussão sobre crescimento secundário, no Cap. 24.) O caule da alfafa, entretanto, apresenta relativamente pouco crescimento secundário, e os de ranúnculo (uma dicotiledônea) e de milho (uma monocotiledônea) não têm crescimento secundário.

O CAULE DE *TILIA*

A Fig. 23.6 mostra o caule de *Tilia*, onde os tecidos vasculares primários formam um cilindro oco contínuo. Como na maioria dos caules, a epiderme consiste em uma única camada de células recoberta pela cutícula. A epiderme do caule geralmente contém muito menos estômatos do que a epiderme foliar.

O córtex do caule de *Tilia* consiste em células de colênquima e de parênquima. As várias camadas de células de colênquima, que fornecem sustentação ao caule jovem, formam um cilindro contínuo abaixo da epiderme. O restante do córtex consiste em células de parênquima que poderão conter cloroplastos quando maduras. A camada mais interna de células corticais, as quais possuem conteúdos mais escuros, delimita nitidamente o córtex, do cilindro de tecidos vasculares primários.

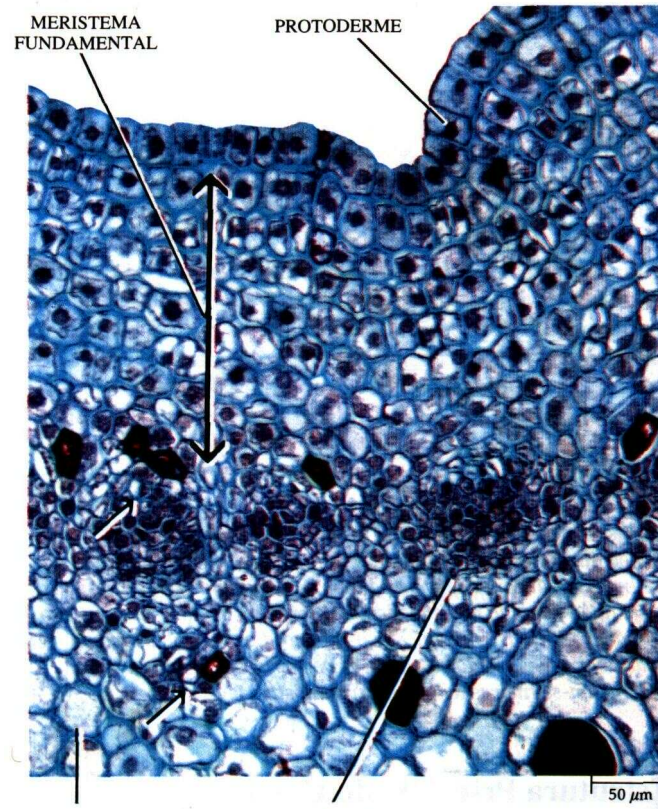
Na grande maioria dos caules, incluindo aquele de *Tilia*, o floema primário se desenvolve a partir das células mais externas do procâmbio, e o xilema primário, a partir das mais internas. Contudo, nem todas as células procambiais se diferenciam em xilema e floema primários. Uma única camada de células entre estes tecidos permanece meristemática e se constituirá no câmbio vascular. A *Tilia* representa também um exemplo de caule lenhoso — um caule que produz uma grande quantidade de xilema secundário. Após o término do alongamento internodal no caule de *Tilia*, fibras se desenvolvem no floema primário. Estas fibras são denominadas **fibras do floema primário** (ver Fig. 24.9).

O limite interno do xilema primário, em *Tilia*, é marcado por uma ou duas camadas de células da medula, que apresentam conteúdos escuros. A medula é composta primariamente de células de parênquima e contém grandes e numerosos ductos ou canais contendo mucilagem (um carboidrato viscoso). Ductos similares são formados no córtex (Fig. 23.6). À medida que as células corticais e medulares aumentam em tamanho, numerosos espaços intercelulares desenvolvem-se entre elas. Estes espaços aeríferos são essenciais para a troca de gases com a atmosfera. As células do parênquima cortical e medular armazenam várias substâncias.

O CAULE DE *SAMBUCUS*

No caule de *Sambucus*, os cordões procambiais e os feixes vasculares primários formam um sistema de cordões isolados ao redor da medula. A epiderme, o córtex e a medula são essencialmente similares em organização àqueles de *Tilia*. Assim, a discussão que se segue sobre o caule de *Sambucus* terá por finalidade explicar, em maiores detalhes, o desenvolvimento dos tecidos vasculares primários dos caules.

A Fig. 23.7a mostra três cordões de procâmbio nos quais os tecidos vasculares primários apenas começaram a se diferenciar. O cordão à esquerda é um pouco mais velho do que os dois à direita e contém pelo menos um elemento crivado e um elemento traqueal maduros. Notar que o primeiro elemento crivado maduro aparece na parte mais externa do cordão procambial (próximo ao córtex) e que o primeiro elemento traqueal maduro aparece na parte interna (próximo à medula). Comparando



(a)

as Figs. 23.7a e 23.7c, veremos que os elementos crivados mais recentemente formados aparecem mais próximos ao centro do caule e que o xilema se diferencia em direção oposta.

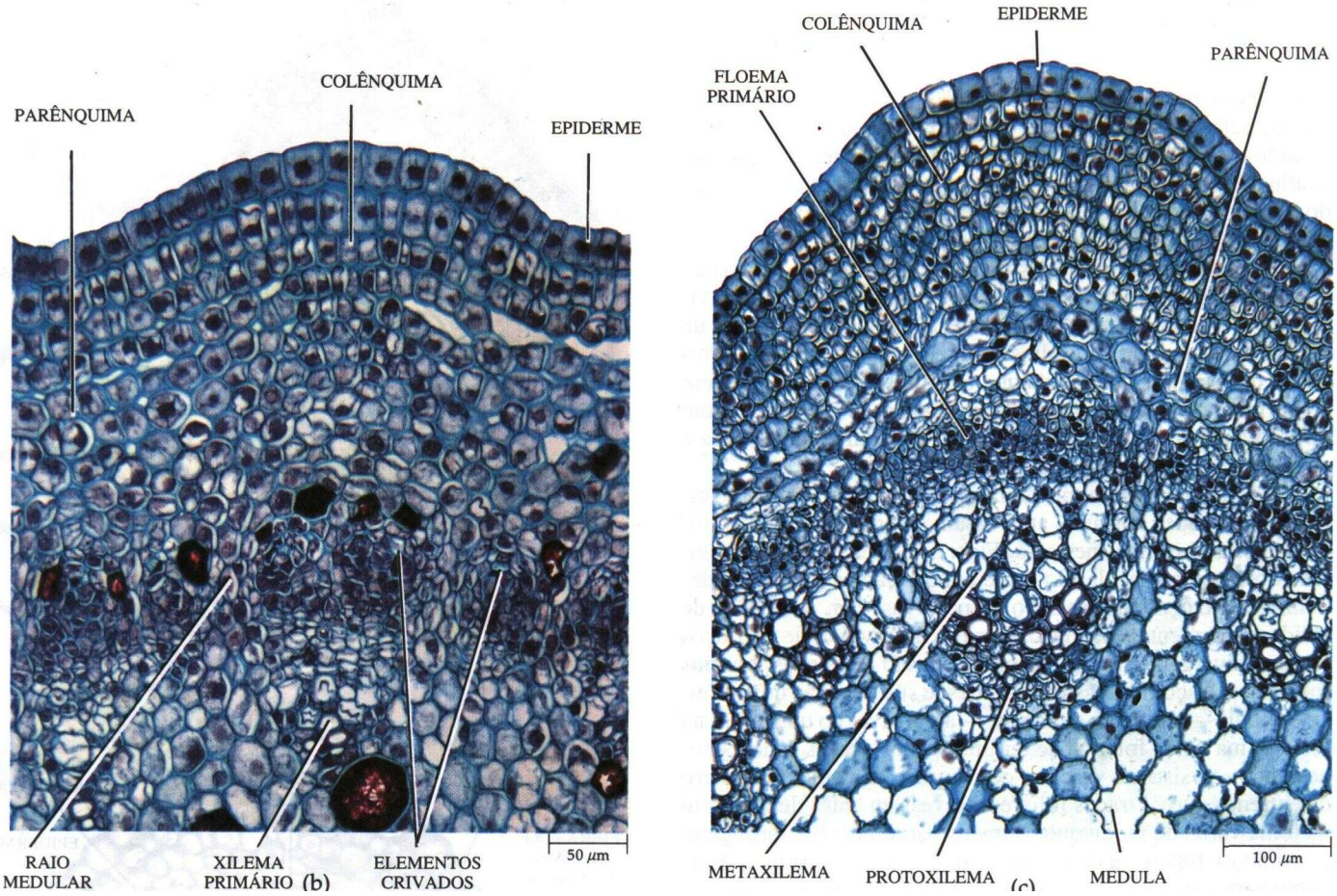
Os primeiros elementos de xilema e de floema primários formados (protoxilema e protofloema, respectivamente) são distendidos durante o alongamento do entrenó, sendo freqüentemente destruídos. Como no caule de *Tilia*, fibras se desenvolvem no floema primário após o término do alongamento internodal (ver Fig. 24.8).

Semelhante ao caule de *Tilia*, o de *Sambucus* torna-se lenhoso. Em *Tilia*, quase todo o câmbio vascular se origina a partir de células procambiais entre o xilema e o floema primários, em virtude de as regiões interfasciculares serem muito estreitas. Em *Sambucus*, as regiões interfasciculares são relativamente largas e, conseqüentemente, uma porção substancial do câmbio vascular se desenvolve a partir do parênquima interfascicular entre os feixes.

OS CAULES DE *MEDICAGO* E *RANUNCULUS*

Os caules de muitas dicotiledôneas apresentam pouco ou nenhum crescimento secundário e portanto são **herbáceos** e não lenhosos (ver Cap. 24). Exemplos de caules de dicotiledôneas herbáceas podem ser encontrados na alfafa *(Medicago sativa)* e no ranúnculo *(Ranunculus)*.

Medicago é um exemplo de uma dicotiledônea herbácea que exibe algum crescimento secundário (Fig. 23.8). A estrutura e o desenvolvimento dos tecidos primários do caule de *Medicago* são essencialmente similares em organização àqueles de *Sambucus* e



23.7
Secções transversais do caule do sabugueiro-do-canadá (Sambucus canadensis) *em estágio primário de crescimento.* (a) *Um caule muito jovem, mostrando protoderme, meristema fundamental e cordões procambiais isolados. O cordão procambial à esquerda contém um elemento crivado maduro (seta superior) e um elemento traqueal maduro (seta inferior).* (b) *Tecidos primários em estágio mais avançado de desenvolvimento.* (c) *Caule próximo ao fim do crescimento primário. Os câmbios fascicular e interfascicular não estão ainda formados. (Para estágios posteriores do crescimento do caule do sabugueiro-do-canadá, ver Figs. 24.7, 24.8 e 24.10.)*

outras dicotiledôneas lenhosas. Os feixes vasculares são separados por largas regiões interfasciculares e circundam uma grande medula. O câmbio vascular tem origem dupla, a parte fascicular provém do procâmbio e a parte interfascicular, do parênquima interfascicular; entretanto, os tecidos vasculares secundários são formados principalmente na região dos feixes vasculares. O câmbio interfascicular de um modo geral produz somente células de esclerênquima no lado do xilema.

O caule herbáceo de *Ranunculus* é um exemplo extremo e seus feixes vasculares se assemelham àqueles de muitas monocotiledôneas. Estes feixes vasculares não retêm elementos procambiais após a maturação dos tecidos vasculares primários; assim, nunca desenvolvem um câmbio vascular, perdendo sua potencialidade para crescimento posterior. Feixes vasculares tais como estes de *Ranunculus* (Fig. 23.9) e os das monocotiledôneas, nos quais todas as células procambiais maturam e o potencial para crescimento posterior dentro do feixe é perdido, são ditos "fechados". Feixes vasculares que dão origem a câmbio são ditos "abertos". Na maioria das dicotiledôneas, os feixes vasculares são do tipo aberto e, portanto, produzem tecidos vasculares secundários.

O CAULE DE *ZEA*

O caule herbáceo do milho *(Zea mays)* exemplifica os caules de monocotiledôneas, nos quais os feixes vasculares formam um sistema de cordões espalhados por todo o tecido fundamental (Fig. 23.10). Como em outras monocotiledôneas, os feixes vasculares do milho são fechados.

A Fig. 23.11 mostra três estágios no desenvolvimento de um feixe vascular do milho. Como nos feixes dos caules de dicotiledôneas, o floema se desenvolve a partir de células mais externas do cordão de procâmbio, e o xilema, a partir das células mais internas. Também, como descrito anteriormente, o floema e o xilema se diferenciam em direções opostas. Os primeiros elementos de floema e de xilema formados (protofloema e protoxilema) são distendidos e destruídos durante o alongamento do entrenó. Este processo resulta na formação de um grande espaço aerífero no lado xilemático do feixe (Fig. 23.11c). O feixe vascular maduro contém dois elementos de vaso grandes (os vasos do metaxilema), e o floema (metafloema) é composto de elementos de tubo crivado e células companheiras. O feixe inteiro está envolvido por uma bainha de células de esclerênquima.

Relação entre os Tecidos Vasculares do Caule e da Folha

O padrão formado pelos feixes vasculares no caule reflete a estreita relação estrutural e de desenvolvimento existente entre o caule e seus apêndices laterais, as folhas. O termo "sistema caulinar" serve não apenas como um termo coletivo para estes dois órgãos vegetativos, mas também como uma expressão de sua íntima associação física e de desenvolvimento.

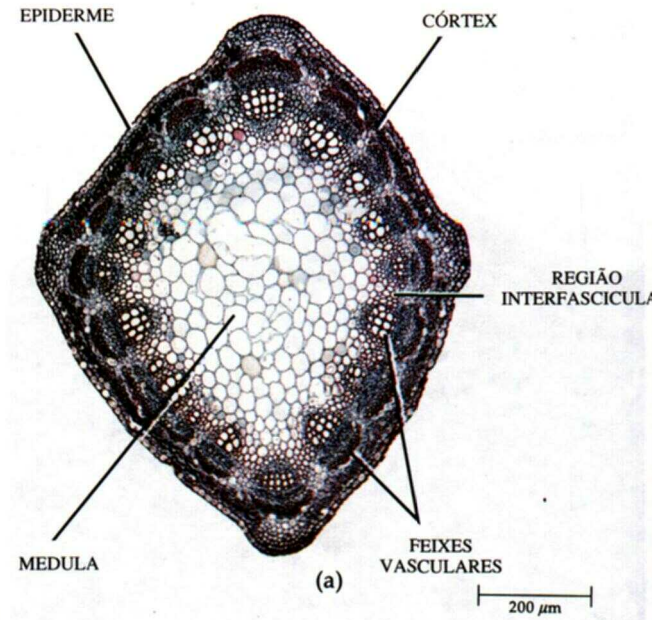
Os cordões procambiais do caule se originam abaixo do meristema apical, sob os primórdios foliares em desenvolvimento, e algumas vezes estão presentes abaixo dos locais de origem dos futuros primórdios foliares, mesmo antes de estes serem discerníveis. À medida que o primórdio foliar cresce em comprimento, os feixes procambiais também se diferenciam em direção a ele. Desde o início, o sistema procambial da folha é contínuo com aquele do caule.

A cada nó, um ou mais feixes vasculares divergem do cilindro de cordões do caule, atravessam o córtex e entram na folha ou folhas inseridas neste nó (Figs. 23.12 e 23.13). As expansões do sistema vascular do caule em direção às folhas são denominadas **traços foliares**. No cilindro vascular, as regiões de tecido fundamental localizadas acima do nível onde os traços foliares divergem em direção às folhas são chamadas **lacunas foliares**. O traço foliar estende-se desde sua conexão com o feixe do caule — um **feixe caulinar** — até o nível no qual entra na folha. Uma única folha pode ter um ou mais traços foliares conectando seu sistema vascular com aquele do caule. O número de entrenós que os traços foliares atravessam antes de entrarem na folha varia, de modo que os traços variam em comprimento.

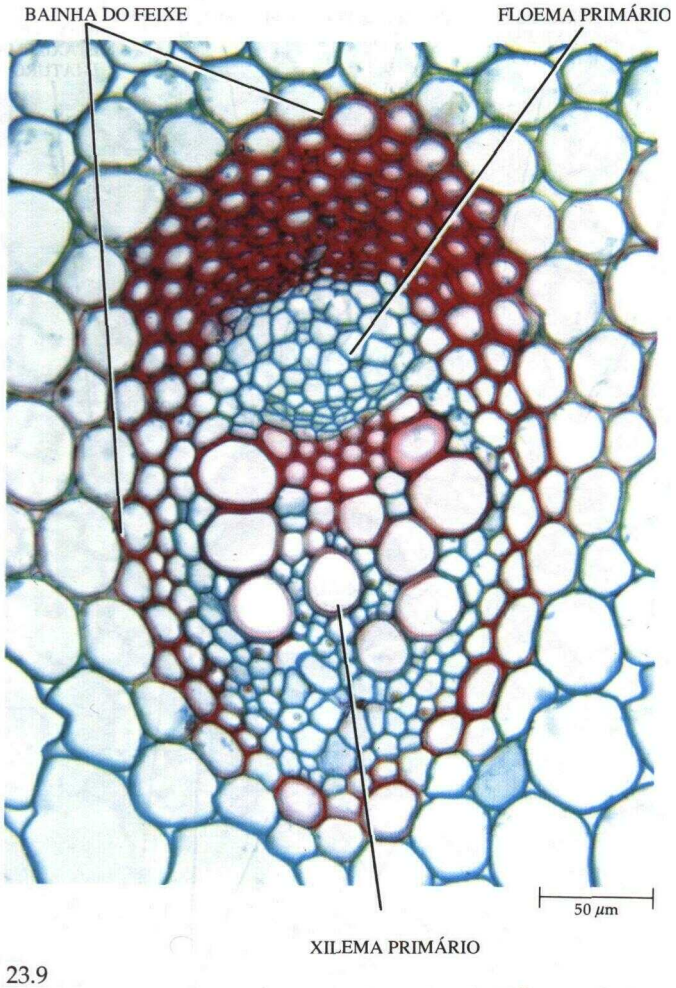
Se os feixes caulinares forem seguidos tanto para cima como para baixo no caule, poderão ser encontrados em associação com vários traços foliares. Um feixe do caule e seus traços foliares associados são denominados de *simpódio*. Em certos caules, alguns ou todos os simpódios estão interconectados, enquanto que em outros, todos os simpódios são unidades independentes do sistema vascular. Em função disto, o padrão do sistema vascular no caule é um reflexo do arranjo das folhas neste. Gemas freqüentemente se desenvolvem nas axilas das folhas e seu sistema vascular está conectado com aquele do caule principal pelos **traços de ramos**. Assim, a cada nó, tanto os traços foliares quanto os traços de ramos (comumente dois por gema) divergem do caule principal (Fig. 23.13).

Morfologia da Folha

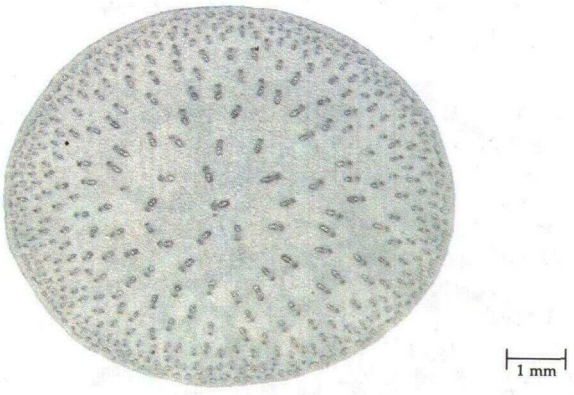
As folhas variam grandemente quanto ao formato e à estrutura interna. Nas dicotiledôneas, a folha comumente consiste em uma porção expandida, a **lâmina** ou **limbo**, e em uma porção pedunculada, o **pecíolo** (Fig. 23.14). Pequenos apêndices escamiformes ou foliares denominados *estípulas* desenvolvem-se na base de algumas folhas (Fig. 23.15). Muitas folhas não apresentam pecíolo e são denominadas sésseis (Fig. 23.16). Na maioria das monocotiledôneas e em certas dicotiledôneas, a base da folha se expande numa **bainha**, que envolve o caule (Fig. 23.16b). Em algumas gramíneas, a bainha se estende por todo o comprimento do entrenó. A disposição das folhas no caule pode ser verticilada, com três ou mais folhas em cada nó; dística ou em duas fileiras, com folhas únicas a cada nó mas dispostas em duas fileiras opostas; e alterna ou helicoidal. Por exemplo, as



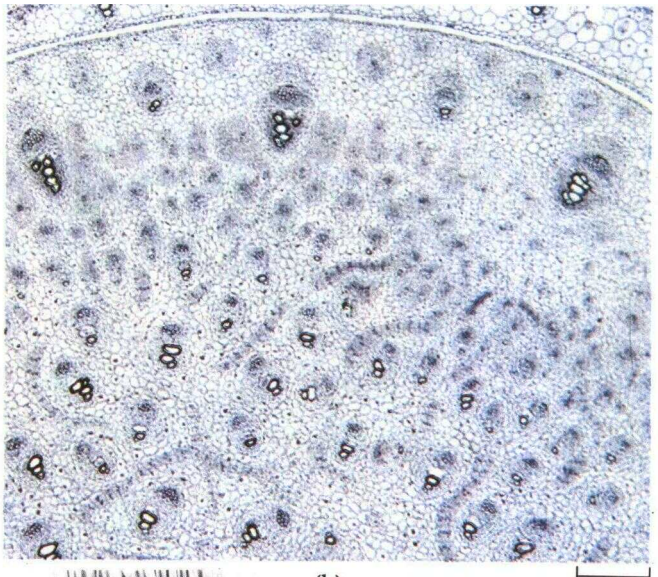
23.8
(a) *Secção transversal do caule de alfafa* (Medicago sativa), *uma dicotiledônea com feixes vasculares pouco desenvolvidos.* (b) *Detalhe de uma porção do mesmo caule.*



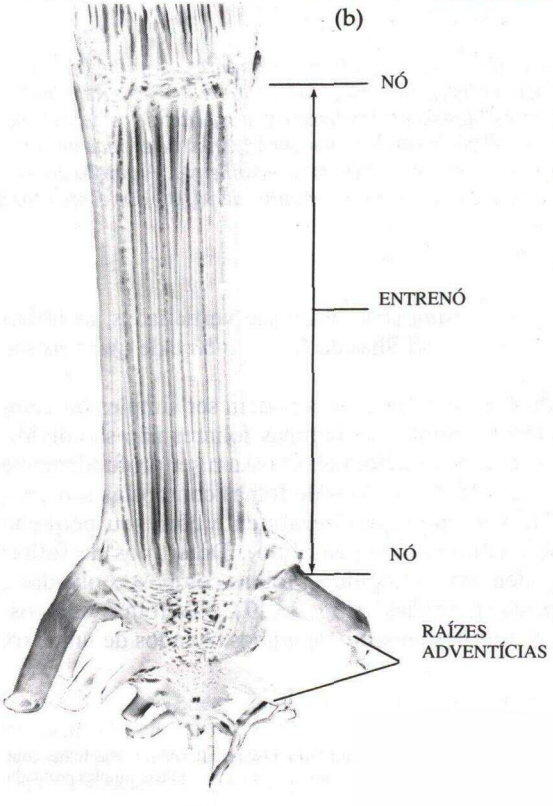
23.9
Secção transversal do feixe vascular de ranúnculo (Ranunculus), *uma dicotiledônea herbácea. Os feixes vasculares do ranúnculo são fechados, ou seja, todas as células procambiais maturam anteriormente ao crescimento secundário. O floema e o xilema primários são circundados por uma bainha de células de esclerênquima com paredes espessas. Compare o feixe vascular mostrado aqui com o feixe vascular maduro do milho mostrado na Fig. 23.11c.*



(a)

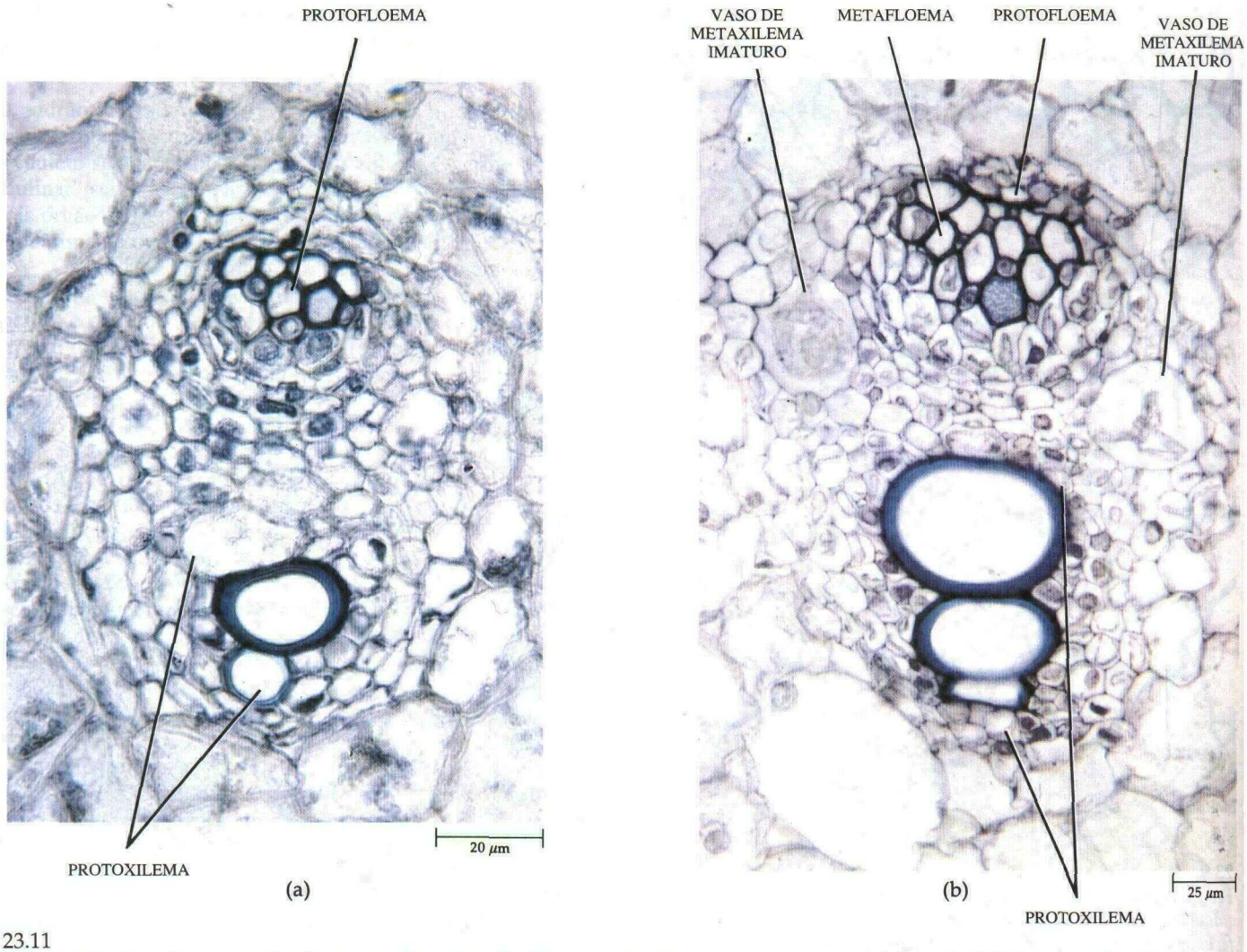


(b)



(c)

23.10
Caule do milho (Zea mays). (a) *Secção transversal da região internodal mostrando numerosos feixes vasculares, dispostos ao acaso pelo tecido fundamental.* (b) *Secção transversal da região nodal de um caule jovem de milho mostrando cordões procambiais horizontais, que se interconectam com os feixes verticais.* (c) *Um caule maduro seccionado longitudinalmente; o tecido fundamental foi removido para exposição do sistema vascular.*



23.11
Três estágios da diferenciação dos feixes vasculares do milho (Zea mays) *vistos em secção transversal do caule.* (a) *Elementos do protofloema e dois elementos do protoxilema maduros.* (b) *Os elementos de tubo crivado do floema estão agora colapsados e grande parte do metafloema está madura. Três elementos do protoxilema estão maduros e os dois elementos de vaso do metaxilema estão quase completamente expandidos.* (c) *Feixe vascular maduro circundado por uma bainha de células de esclerênquima com paredes espessadas. O metafloema é composto inteiramente de elementos de tubo crivado e células companheiras. A porção do feixe vascular que foi ocupada pelos elementos de protoxilema exibe agora uma grande lacuna. Notar os espessamentos de parede dos elementos de protoxilema destruídos nos bordos da lacuna.*

folhas de *Veronicastrum virginicum* são verticiladas, as folhas de *Acer* são dísticas e as folhas de *Morus alba* e de *Quercus* são alternas (Fig. 23.14).

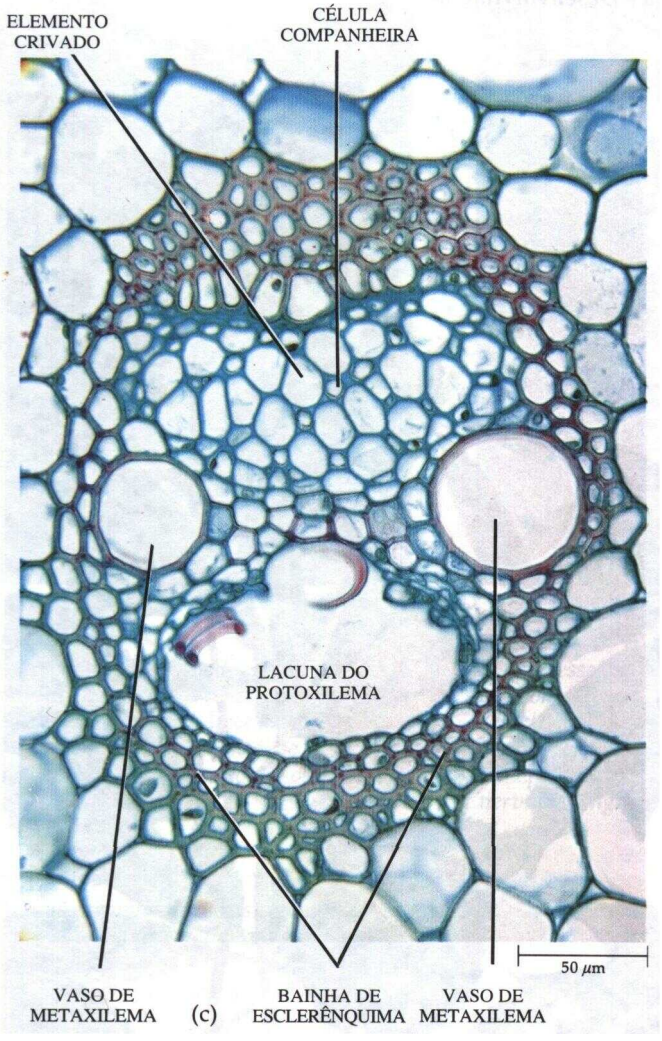
As folhas das dicotiledôneas podem ser simples ou compostas. Nas folhas simples, as lâminas foliares não são divididas em partes distintas, embora elas possam ser profundamente lobadas (Fig. 23.14). As lâminas de folhas compostas são divididas em folíolos, cada qual geralmente com seu pequeno pecíolo (que é denominado peciólulo). Dois tipos de folhas compostas podem ser distinguidos: folhas compostas pinadas e folhas compostas digitadas* (Fig. 23.17). Nas folhas compostas pinadas, os folíolos crescem de ambos os lados de um eixo, a **raque**, como as ***pinnae*** de uma pena. (A raque é uma extensão do pecíolo.) Os folíolos de uma folha composta digitada divergem do ápice do pecíolo, não apresentando raque.

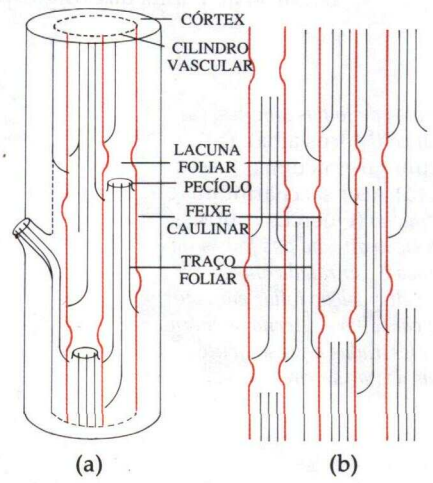
Uma vez que os folíolos são similares, em aparência, às folhas simples, é algumas vezes difícil distingui-los destas. Dois critérios podem ser usados para distinguir folíolos de folhas: (1) as gemas são encontradas nas axilas das folhas — tanto simples quanto compostas — mas não nas axilas dos folíolos; (2) as folhas se expandem do caule em vários planos, enquanto que todos os folíolos de uma determinada folha se apresentam num mesmo plano.

Estrutura da Folha

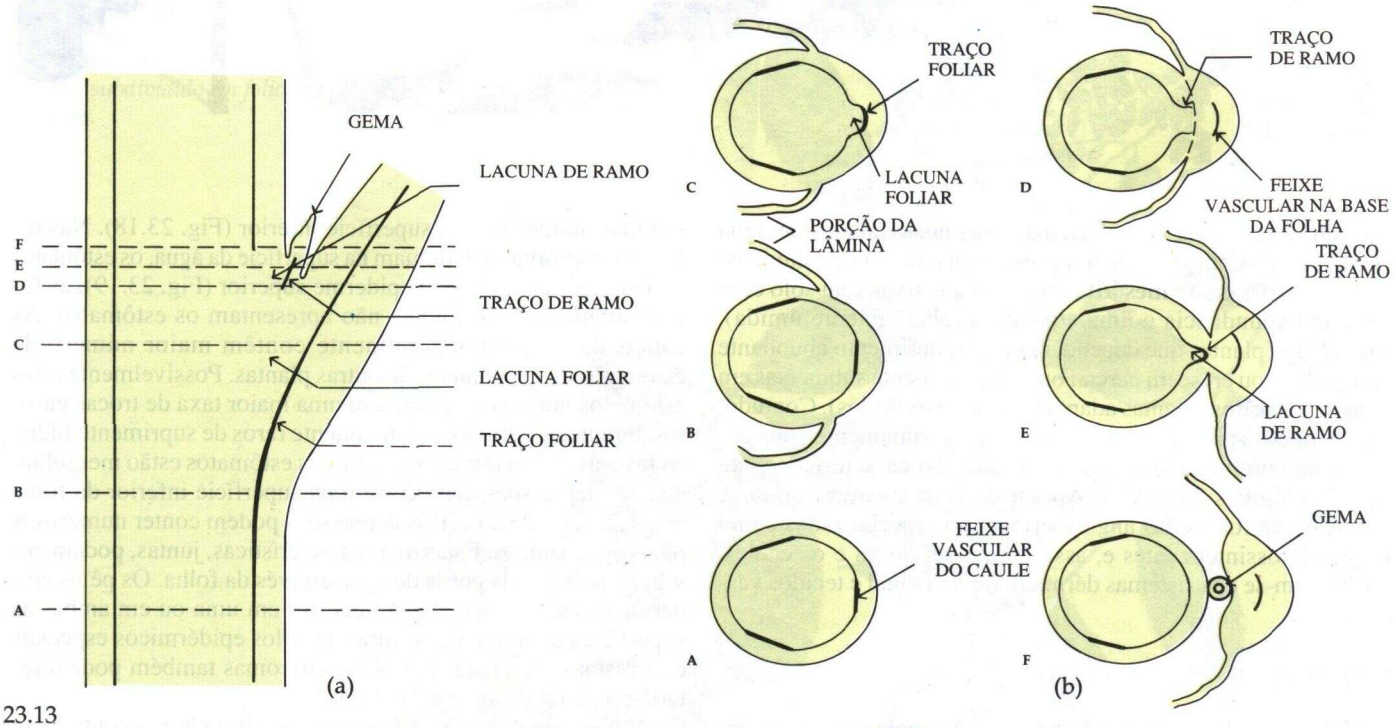
As variações na estrutura das folhas das angiospermas estão relacionadas, em grande parte, com o habitat, e a disponibilidade de água é um fator especialmente importante que afeta seu

* N.T.: Optou-se na presente tradução pelo termo *digitadas*, o qual refere-se às folhas compostas, no lugar do original *palmated* = palmadas, que se refere a folhas simples profundamente lobadas.





23.12
Diagramas do sistema vascular primário de um caule de Chenopodium glaucum, *no qual os feixes pouco isolados formam um cilindro de cordões interconectados em torno da medula.* (a) *Diagrama tridimensional mostrando a disposição dos feixes dentro do caule.* (b) *Sistema vascular mostrado em um único plano. Notar os traços foliares divergindo para fora do cilindro vascular e a relação dos traços com os feixes vasculares do caule. Em* C. glaucum *cada folha tem três traços foliares.*



23.13
Diagramas de secções longitudinal (a) *e transversal* (b) *de uma porção do caule de tabaco* (Nicotiana tabacum), *ilustrando as relações dos sistemas vasculares da folha e do caule. O caule de tabaco tem um cilindro vascular "contínuo", com porções mais largas do que outras. A cada nó um único traço foliar diverge em direção à folha. Traços de ramos também ocorrem nos nós e estão freqüentemente associados com os traços foliares. No tabaco, dois traços de ramos divergem do sistema vascular do caule para a gema axilar, e a lacuna do ramo é contínua com a lacuna da folha.*

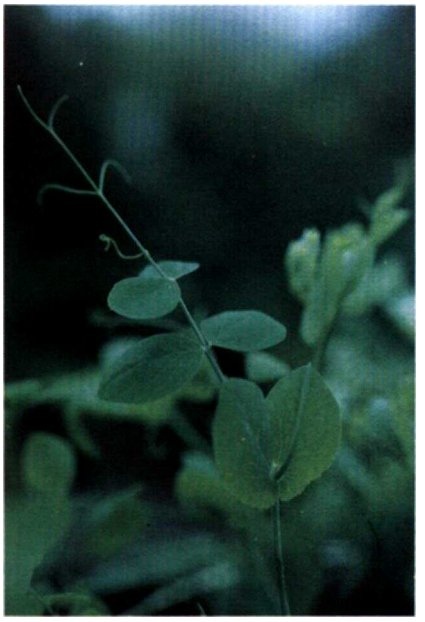
23.14
Alguns exemplos de folhas simples. (a) *Amoreira branca* (Morus alba). (b) Veronicastrum virginicum. (c) Acer saccharum. (d) Acer saccharinum. (e) *Carvalho vermelho* (Quercus rubra). *Notar a disposição alterna das folhas na amoreira branca e espiralada em* V. *virginicum. A disposição foliar em* Acer *é dística e no carvalho é alterna, embora tenham sido mostradas aqui somente folhas isoladas destas árvores.*

formato e estrutura. Com base nas suas necessidades de água ou de acordo com suas adaptações, as plantas são comumente caracterizadas como **mesófitas** (plantas que requerem solo com água em abundância e uma atmosfera relativamente úmida), **hidrófitas** (plantas que dependem de um suprimento abundante de umidade ou crescem parcial ou completamente submersas em água) e **xerófitas** (plantas adaptadas a habitats áridos). Contudo, tais distinções não são restritas, e as folhas comumente apresentam uma combinação de aspectos, que são característicos de tipos ecológicos diferentes. Apesar de apresentarem formatos variáveis, as folhas das angiospermas são especializadas como órgãos fotossintetizantes e, assim como as raízes e os caules, constituem-se dos sistemas dérmico, fundamental e tecidos vasculares.

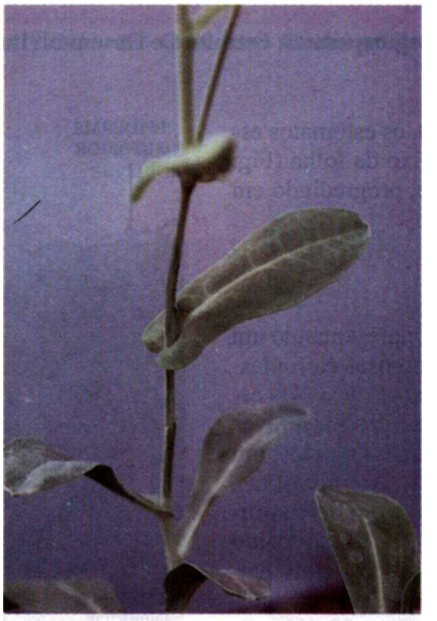
EPIDERME

As células epidérmicas das folhas, como aquelas do caule, encontram-se dispostas compactamente e cobertas com uma cutícula que reduz a perda de água (ver Caps. 3 e 17). Os estômatos podem ocorrer em ambos os lados das folhas, mas geralmente são mais numerosos na superfície inferior (Fig. 23.18). Nas folhas das hidrófitas que flutuam na superfície da água, os estômatos podem ocorrer apenas na epiderme superior (Fig. 23.19); as folhas submersas geralmente não apresentam os estômatos. As folhas das xerófitas geralmente contêm maior número de estômatos do que aquelas de outras plantas. Possivelmente estes estômatos numerosos permitem uma maior taxa de trocas gasosas durante os períodos relativamente raros de suprimento hídrico favorável. Em muitas xerófitas, os estômatos estão mergulhados em depressões que ocorrem na superfície inferior da folha (Figs. 23.20 e 23.21). Tais depressões podem conter numerosos pêlos epidérmicos. Estas duas características, juntas, podem auxiliar a redução da perda de água através da folha. Os pêlos epidérmicos ou tricomas podem ocorrer em uma ou em ambas as superfícies da folha. Coberturas de pêlos epidérmicos especiais e as resinas secretadas por alguns tricomas também podem retardar a perda de água pelas folhas.

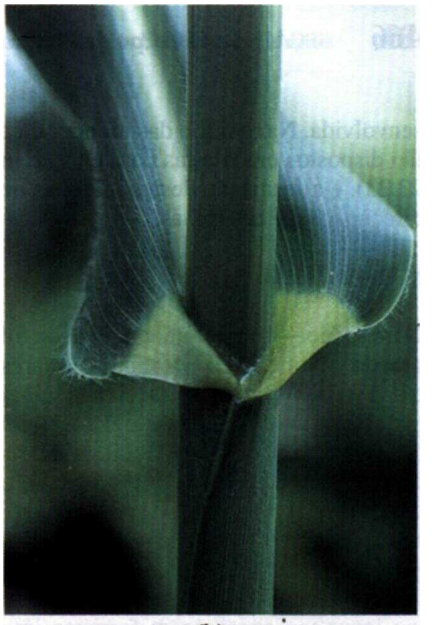
Nas folhas das dicotiledôneas, os estômatos encontram-se espalhados e freqüentemente mostram um arranjo ao acaso (Fig. 23.22); seu desenvolvimento é misto, ou seja, estômatos maduros e imaturos ocorrem lado a lado numa folha parcialmente de-



23.15
Folha composta pinada de ervilha (Pisum sativum). *Notar as estípulas na base e as delicadas gavinhas no ápice da folha. Na folha de ervilha, as estípulas são freqüentemente maiores do que os folíolos.*



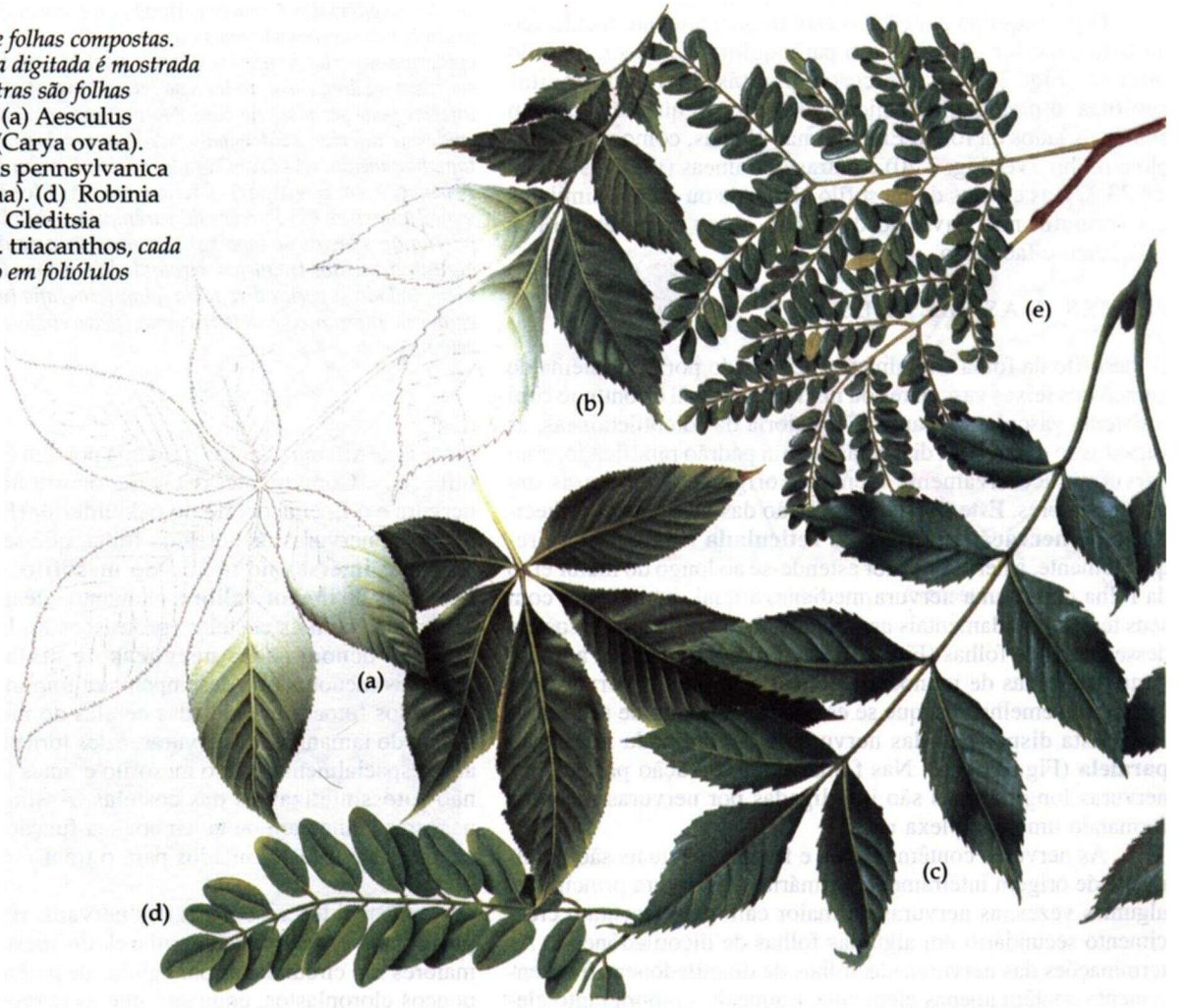
(a)



(b)

23.16
Folhas sésseis (folhas sem pecíolo) são freqüentemente encontradas entre as dicotiledôneas, tais como Moricandia, *um membro da família da mostarda* (a), *mas são particularmente características das gramíneas e de outras monocotiledôneas* (b). *No milho* (Zea mays), *uma monocotiledônea, a base da folha forma uma bainha em torno do caule. A lígula é visível como uma pequena dobra de tecido que se estende para cima da bainha. A disposição paralela das nervuras longitudinais é conspícua na porção da lâmina aqui mostrada.*

23.17
Alguns exemplos de folhas compostas. Uma folha composta digitada é mostrada em (a); todas as outras são folhas compostas pinadas. (a) Aesculus pavia. (b) *Hicória* (Carya ovata). (c) *Freixo* (Fraxinus pennsylvanica *var.* subintegerrima). (d) Robinia pseudo-acacia. (e) Gleditsia triacanthos. *Em* G. triacanthos, *cada folíolo é subdividido em foliólulos menores.*

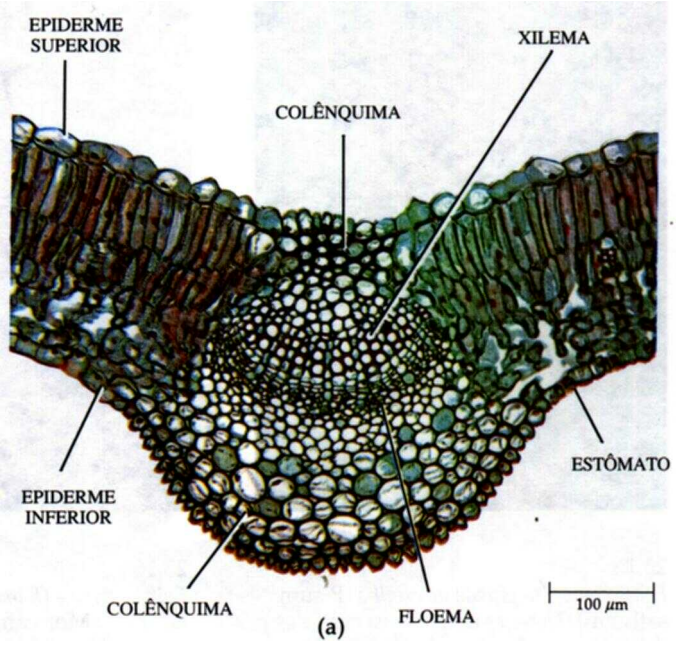


senvolvida. Na maioria das monocotiledôneas, os estômatos estão dispostos em fileiras paralelas ao maior eixo da folha (Fig. 23.23), e a formação destes inicia-se no ápice, progredindo em direção à base das folhas.

MESOFILO

O **mesofilo** — tecido fundamental da folha —, apresentando um grande volume de espaços intercelulares e numerosos cloroplastos, é particularmente especializado para a fotossíntese. Os espaços intercelulares estão ligados à atmosfera exterior através dos estômatos, os quais facilitam as trocas gasosas rápidas, um fator importante para a eficiência da fotossíntese. Nas mesófitas, o mesofilo comumente se apresenta diferenciado em **parênquima paliçádico** e **parênquima lacunoso**. As células do tecido paliçádico são colunares, com seus eixos mais longos orientados em ângulos retos com a epiderme, e as células do parênquima lacunoso apresentam formato irregular (Fig. 23.18b, d). Embora o parênquima paliçádico pareça mais compacto do que o parênquima lacunoso, a maior parte das paredes verticais das células em paliçada fica exposta aos espaços intercelulares, e em algumas folhas a superfície dessas células pode ser duas a quatro vezes maior do que a do parênquima lacunoso. Os cloroplastos também são mais numerosos nas células do parênquima paliçádico do que nas do lacunoso. A maior parte da fotossíntese na folha, assim, aparentemente tem lugar dentro das células do parênquima paliçádico.

O parênquima paliçádico está freqüentemente localizado no lado superior da folha, e o parênquima lacunoso, no lado inferior (Fig. 23.18). Em certas plantas, incluindo muitas xerófitas, o parênquima paliçádico ocorre freqüentemente em ambos os lados da folha. Em algumas plantas, como por exemplo o milho (ver Fig. 7.20) e outras gramíneas (ver Figs. 23.25 até 23.27), as células do mesofilo são mais ou menos similares em formato, não havendo distinção entre os parênquimas paliçádico e lacunoso.



23.18
Secções da folha de lilás (Syringa vulgaris). (a) *Secção transversal mostrando a nervura mediana.* (b) *Secção transversal mostrando uma porção da lâmina. Duas nervuras de menor calibre podem ser vistas nesta secção.* (c) *Secção paradérmica da folha. Literalmente, uma secção paradérmica é aquela cortada paralelamente à epiderme. Na prática, tais secções são mais ou menos oblíquas e se estendem da epiderme superior à inferior. Assim, parte da epiderme superior pode ser vista na área clara no topo da fotomicrografia e parte da epiderme inferior pode ser vista na base. Notar o maior número de estômatos na epiderme inferior, evidenciado pelo número de células-guarda de tamanho médio. (As áreas coradas mais intensamente são tricomas.) A venação em* S. vulgaris *é reticulada.* (d) *e* (e) *Porções de* (c) *em maior aumento.* (d) *Porções do parênquima paliçádico (acima) e do parênquima lacunoso (abaixo). Terminação vascular mostrando alguns elementos traqueais, circundada por uma bainha, pode ser vista do lado superior direito da fotomicrografia* (e) *Porção da epiderme inferior com dois tricomas (pêlos epidérmicos) e vários estômatos.*

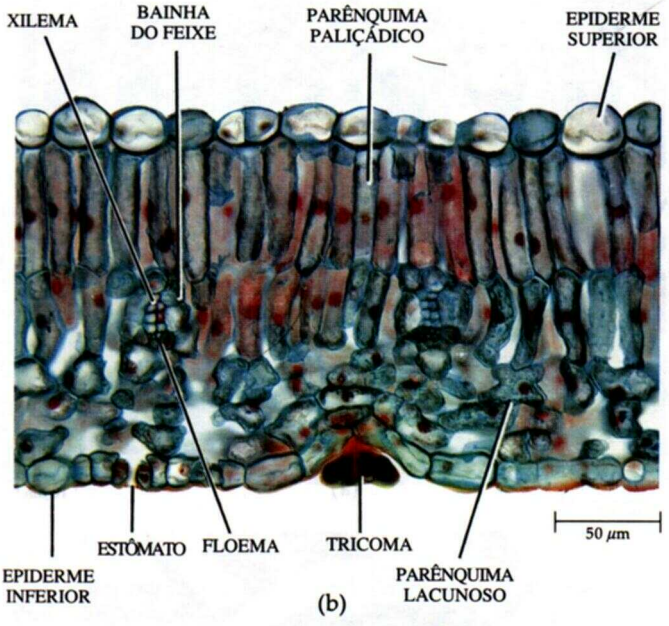
FEIXES VASCULARES

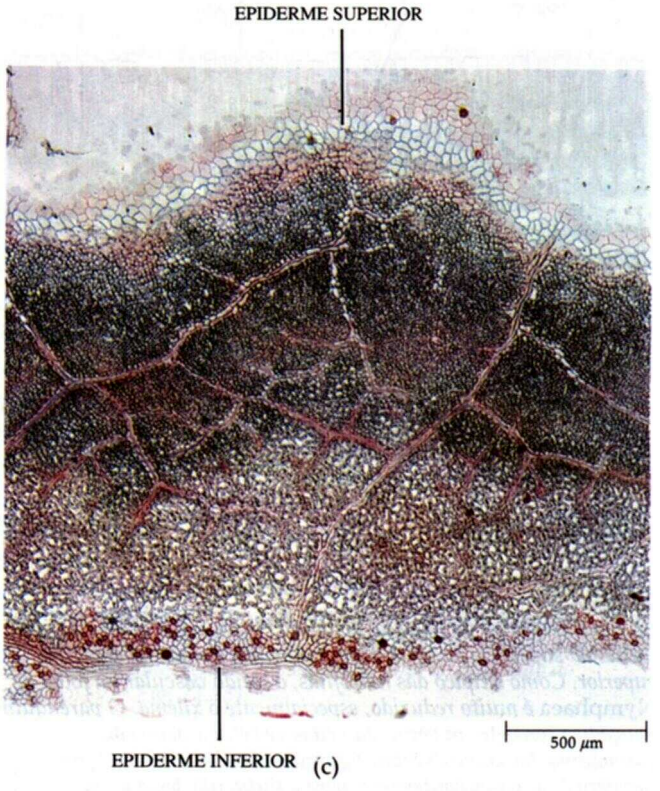
O mesofilo da folha é totalmente percorrido por um sistema de numerosos feixes vasculares ou **nervuras**, o qual é contínuo com o sistema vascular do caule. Na maioria das dicotiledôneas, as nervuras se encontram dispostas em um padrão ramificado, com nervuras sucessivamente menores, originadas de outras um pouco maiores. Este tipo de disposição das nervuras é conhecido como **nervação em rede** ou **reticulada** (Fig. 23.24). Freqüentemente, a nervura maior estende-se ao longo do maior eixo da folha como uma nervura mediana, a qual, juntamente com seus tecidos fundamentais associados, forma a chamada costela desses tipos de folhas (Fig. 23.18a). Em contrapartida, a maior parte das folhas de monocotiledôneas tem muitas nervuras de tamanhos semelhantes, que se estendem ao longo de seu maior eixo. Esta disposição das nervuras é denominada **nervação paralela** (Fig. 23.16b). Nas folhas com nervação paralela, as nervuras longitudinais são interligadas por nervuras menores formando uma complexa rede.

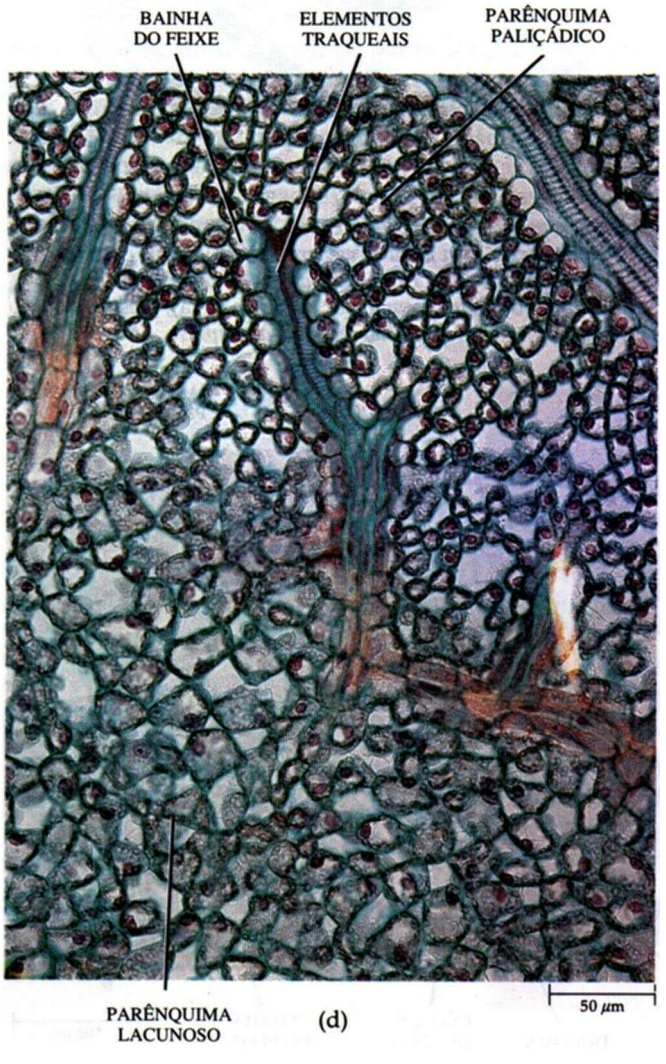
As nervuras contêm xilema e floema, os quais são geralmente de origem inteiramente primária. (A nervura principal e, algumas vezes, as nervuras de maior calibre apresentam crescimento secundário em algumas folhas de dicotiledôneas.) As terminações das nervuras nas folhas de dicotiledôneas freqüentemente contêm apenas elementos traqueais, embora tanto elementos de xilema quanto de floema possam chegar até essas terminações. Comumente, o xilema ocorre no lado superior da nervura e o floema ocorre no lado inferior (Fig. 23.18a, b).

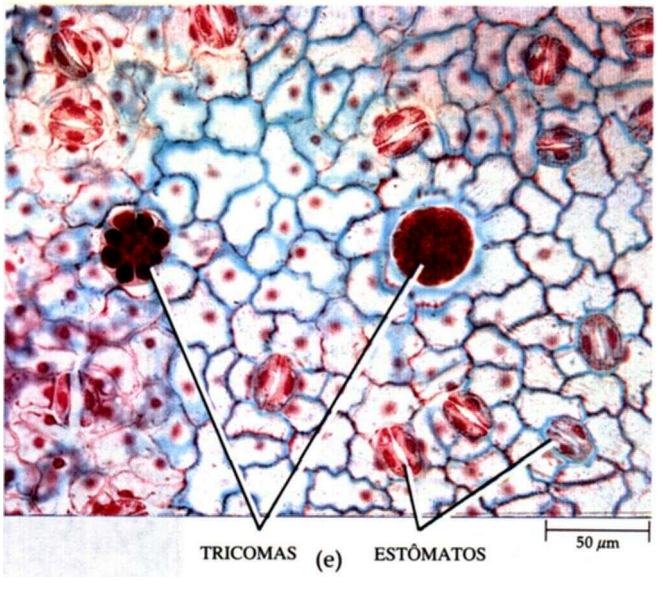
As nervuras menores da folha, que se encontram relativamente imersas no tecido do mesofilo, são denominadas **nervuras de menor calibre**, enquanto que as nervuras maiores associadas com as costelas (protrusões no lado inferior da folha) são denominadas **nervuras de maior calibre**. São as nervuras menores que desempenham importante papel na captação dos fotoassimilados das células do mesofilo. Com o aumento do tamanho das nervuras, estas tornam-se menos associadas espacialmente com o mesofilo e mais imersas nos tecidos não-fotossintetizantes das costelas. Assim, à medida que as nervuras aumentam de tamanho, sua função primária muda da captação de fotoassimilados para o transporte destes para fora da folha.

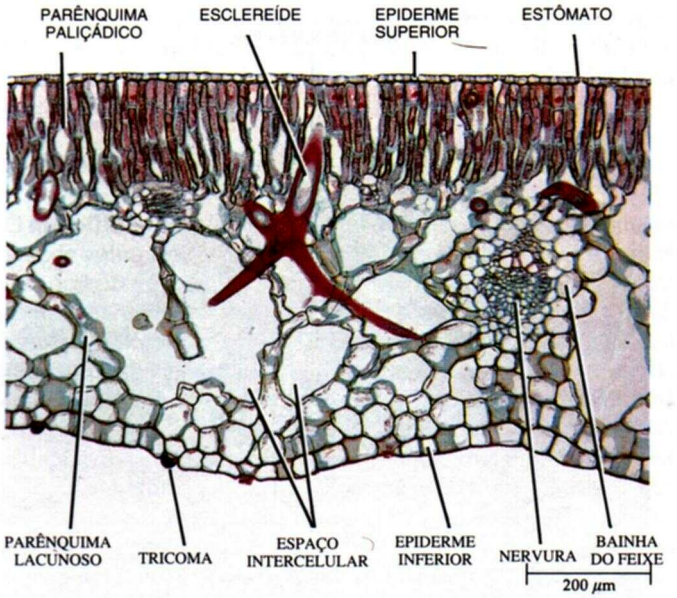
Os tecidos vasculares das nervuras raramente ficam expostos aos espaços intercelulares do mesofilo. As nervuras maiores são circundadas por células de parênquima que contêm poucos cloroplastos, enquanto que as nervuras menores geral-


XILEMA
BAINHA DO FEIXE
PARÊNQUIMA PALIÇÁDICO
EPIDERME SUPERIOR
ESTÔMATO
FLOEMA
TRICOMA
50 μm
EPIDERME INFERIOR
PARÊNQUIMA LACUNOSO
(b)

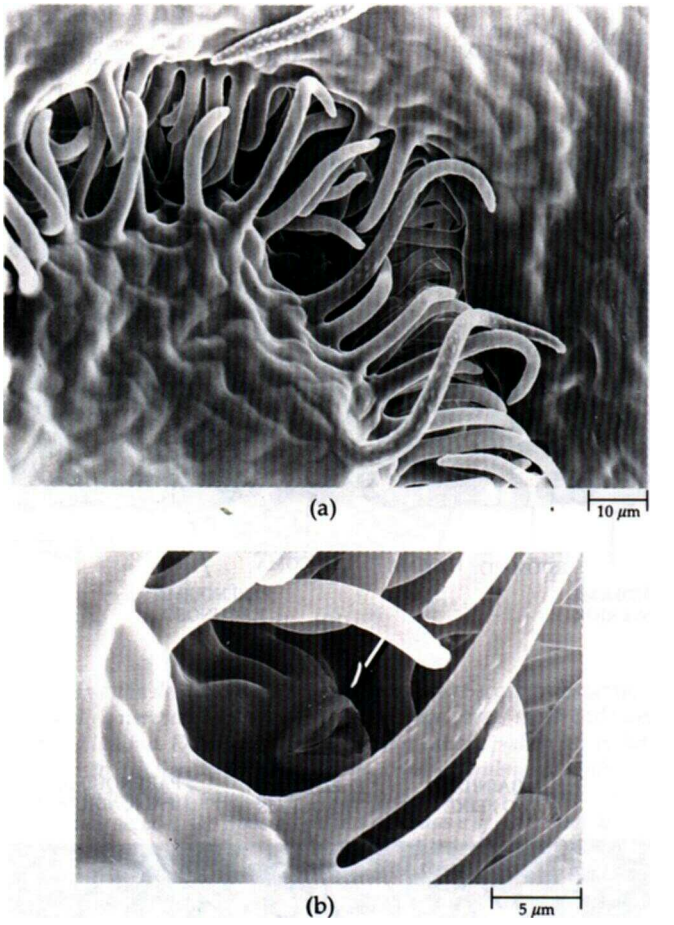

EPIDERME SUPERIOR
500 μm
EPIDERME INFERIOR
(c)


BAINHA DO FEIXE
ELEMENTOS TRAQUEAIS
PARÊNQUIMA PALIÇÁDICO
50 μm
PARÊNQUIMA LACUNOSO
(d)

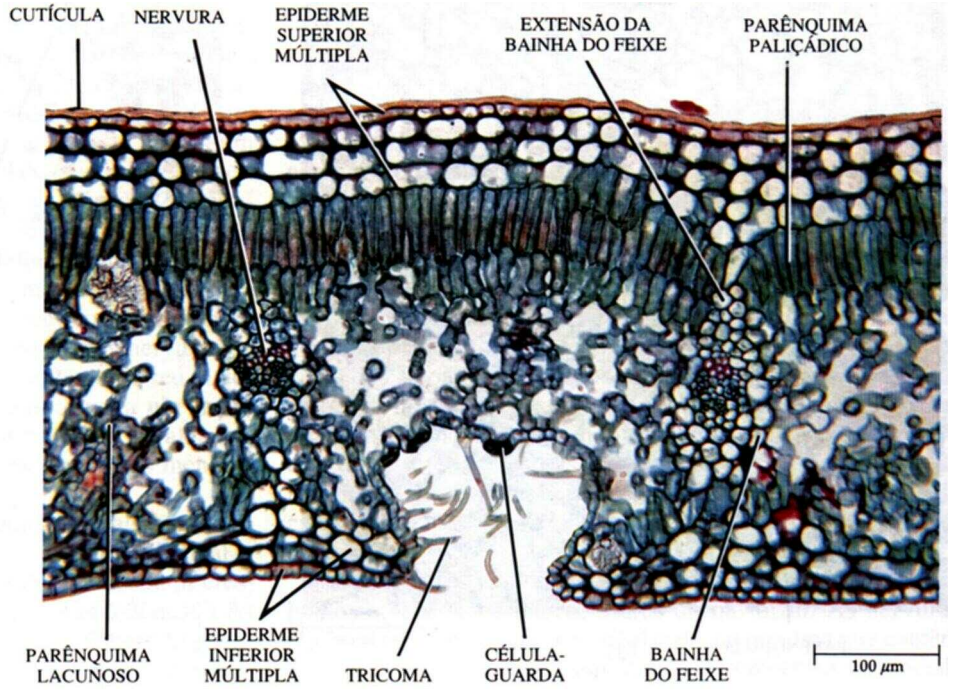

50 μm
TRICOMAS
ESTÔMATOS
(e)



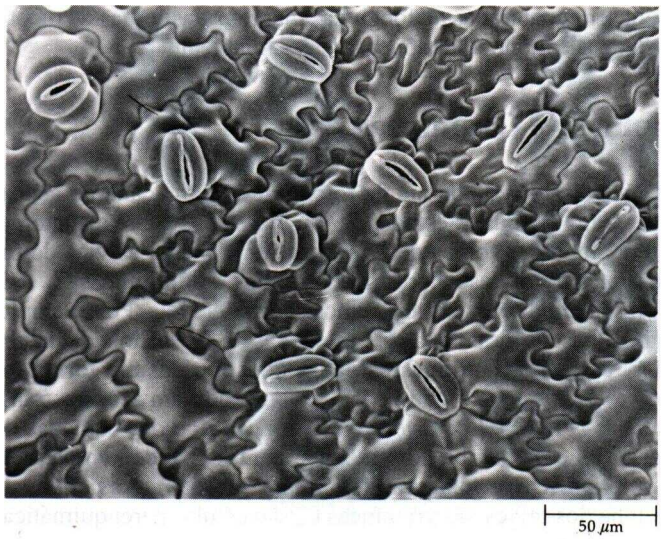
23.19
Secção transversal da folha de nenúfar (Nymphaea odorata), *que flutua na superfície da água e tem estômatos apenas na epiderme superior. Como é típico das hidrófitas, o tecido vascular na folha de* Nymphaea *é muito reduzido, especialmente o xilema. O parênquima paliçádico consiste em várias camadas de células acima do parênquima lacunoso. Notar os grandes espaços intercelulares (aeríferos), os quais contribuem para a flutuação desta folha.*



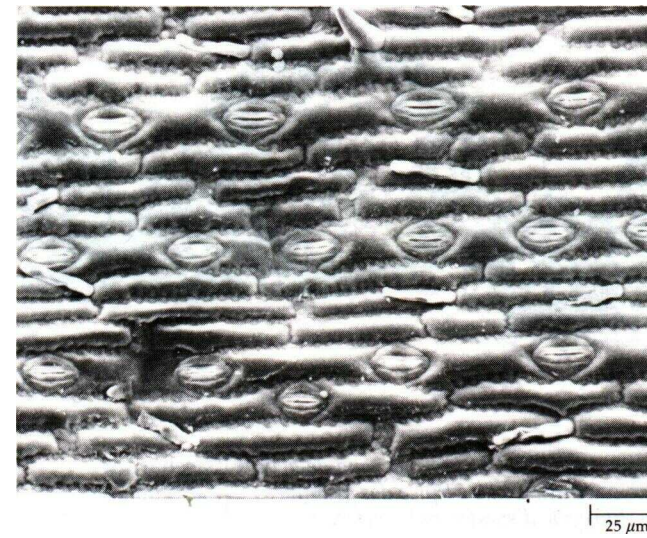
23.21
Elétron-micrografia de varredura de uma cripta estomática na epiderme inferior de uma folha de espirradeira (Nerium oleander). (a) *Pequena ampliação da cripta mostrando numerosos tricomas circundando-a.* (b) *Detalhe em maior aumento de* (a), *mostrando um dos estômatos (seta), os quais são restritos às criptas.*



23.20
Secção transversal da folha de espirradeira (Nerium oleander). *Esta é uma xerófita e isto se reflete na sua estrutura foliar. Notar a cutícula muito espessa cobrindo a epiderme múltipla (com várias camadas) nas superfícies superior e inferior da folha. Os estômatos e os tricomas são restritos às porções invaginadas da epiderme inferior, denominadas criptas estomáticas.*



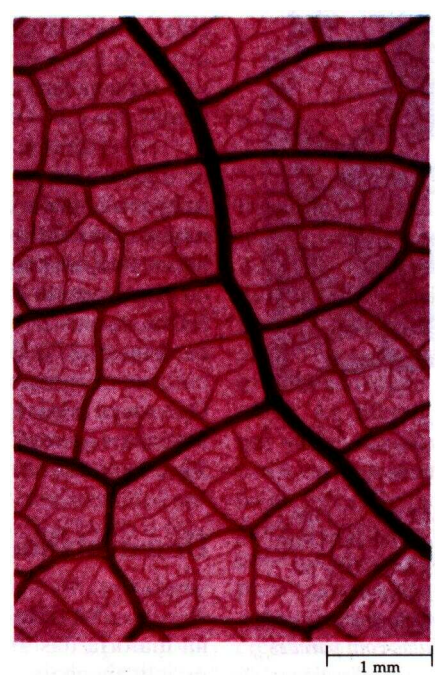
23.22
Elétron-micrografia de varredura de uma folha da batatinha (Solanum tuberosum) *mostrando a disposição aleatória dos estômatos típica das folhas de dicotiledôneas. As células-guarda na batatinha são reniformes e não estão associadas com células subsidiárias.*



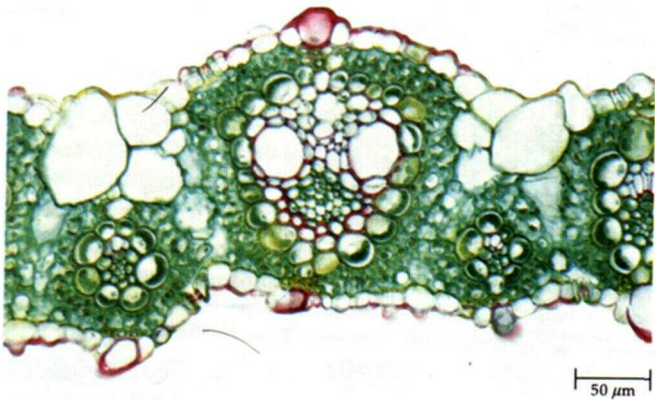
23.23
Elétron-micrografia de varredura de uma folha de milho (Zea mays) *mostrando a disposição paralela dos estômatos típica das folhas de monocotiledôneas. No milho cada par das estreitas células-guarda está associado com duas células subsidiárias, uma de cada lado do estômato. (Ver Fig. 21.23).*

mente apresentam-se envolvidas por uma ou mais camadas de células dispostas compactamente, formando a **bainha do feixe** (Fig. 23.18b, d até 23.20). As células da bainha do feixe assemelham-se freqüentemente às células do mesofilo, nas quais as nervuras menores estão localizadas. As bainhas dos feixes prolongam-se até as terminações das nervuras, assegurando que nenhuma parte do tecido vascular fique exposta ao ar dos espaços intercelulares e que todas as substâncias que entrem ou saiam dos tecidos vasculares tenham que passar através da bainha (Fig. 23.18d). Assim, a bainha do feixe desempenha uma função análoga àquela da endoderme da raiz.

Em muitas folhas, as bainhas dos feixes estão conectadas com uma ou com ambas as epidermes por células semelhantes às da bainha (Fig. 23.20). Tais conexões (extensões das bainhas) são



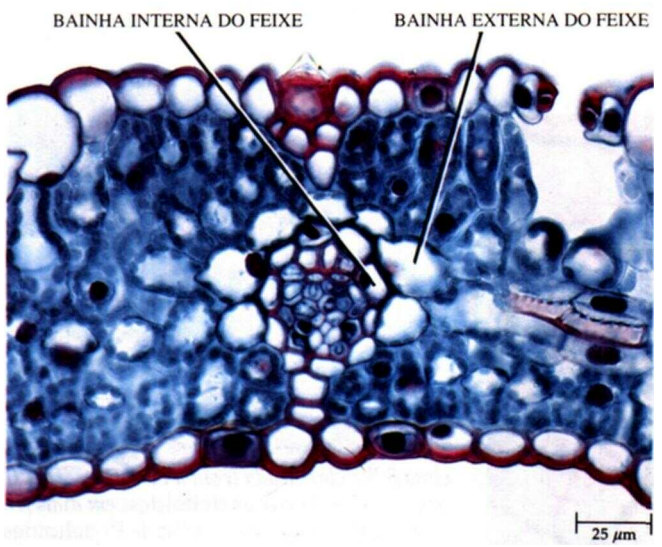
23.24
Uma folha clarificada (com a clorofila removida) de Populus deltoides, *em duas sucessivas ampliações. A folha de* P. deltoides *tem padrão de venação reticulado, característico das dicotiledôneas. As pequenas áreas do mesofilo delimitadas pelas nervuras são denominadas aréolas. Nenhuma célula do mesofilo está distante de uma nervura. A água e os minerais em solução são levados para a folha através do xilema; as moléculas orgânicas produzidas pela fotossíntese na folha são levadas para fora desta através do floema.*



23.25
Secção transversal da folha da cana-de-açúcar (Saccharum officinarum). *Como é típico das gramíneas C_4, as células do mesofilo estão dispostas radialmente em torno da bainha dos feixes, a qual consiste em grandes células clorofiladas. (Ver também secção da folha de milho, Fig. 7.20).*

denominadas apropriadamente de **extensões da bainha do feixe**. Além de oferecer suporte mecânico à folha, nas dicotiledôneas elas aparentemente conduzem água do xilema para a epiderme.

A própria epiderme fornece considerável suporte à folha por causa de sua estrutura compacta e da presença da cutícula. Além disso, as nervuras maiores das folhas de dicotiledôneas apresentam-se freqüentemente margeadas por células de colênquima ou de esclerênquima, que fornecem suporte à folha. Nas folhas de monocotiledôneas, as nervuras podem estar envoltas por fibras. Células de colênquima e fibras podem também ser encontradas ao longo das margens das folhas de dicotiledôneas e monocotiledôneas, respectivamente.



23.26
Secção transversal da folha de trigo (Triticum aestivum). *Como é típico das gramíneas C_3, as células do mesofilo não estão dispostas radialmente ao redor da bainha dos feixes. A bainha dos feixes na folha do trigo consiste em duas camadas de células: uma bainha externa de células de parênquima com paredes relativamente delgadas e uma bainha interna, a bainha do mestoma, de células com paredes espessadas.*

Folhas de Gramíneas

Após a descoberta da via de fotossíntese C_4 na cana-de-açúcar (ver Cap. 7), muitos estudos foram realizados sobre a anatomia comparada das folhas de gramíneas em relação às vias de fotossíntese. Foi descoberto que as folhas de gramíneas C_3 e C_4 apresentam diferenças anatômicas consideráveis. Por exemplo, nas folhas das gramíneas C_4, as células do mesofilo e da bainha dos feixes formam duas camadas concêntricas em torno dos feixes vasculares, o que pode ser observado em secções transversais (Fig. 23.25). Este arranjo concêntrico das camadas do mesofilo e da bainha do feixe nas plantas C_4 é denominado de *anatomia Kranz* (palavra alemã para "coroa"). As células da bainha dos feixes nas gramíneas C_4 são células parenquimáticas grandes e que contêm muitos cloroplastos grandes e conspícuos.

Nas folhas das gramíneas C_3, em contrapartida, as células do mesofilo e da bainha do feixe não apresentam essa disposição concêntrica. Além disso, as células parenquimáticas das bainhas dos feixes são relativamente pequenas e têm cloroplastos também pequenos. Ao serem observadas em pequenos aumentos, essas células parecem vazias. Comumente uma bainha mais interna, cujas células têm paredes mais ou menos espessas (denominada bainha do mestoma), está também presente nas gramíneas C_3 (Fig. 23.26).

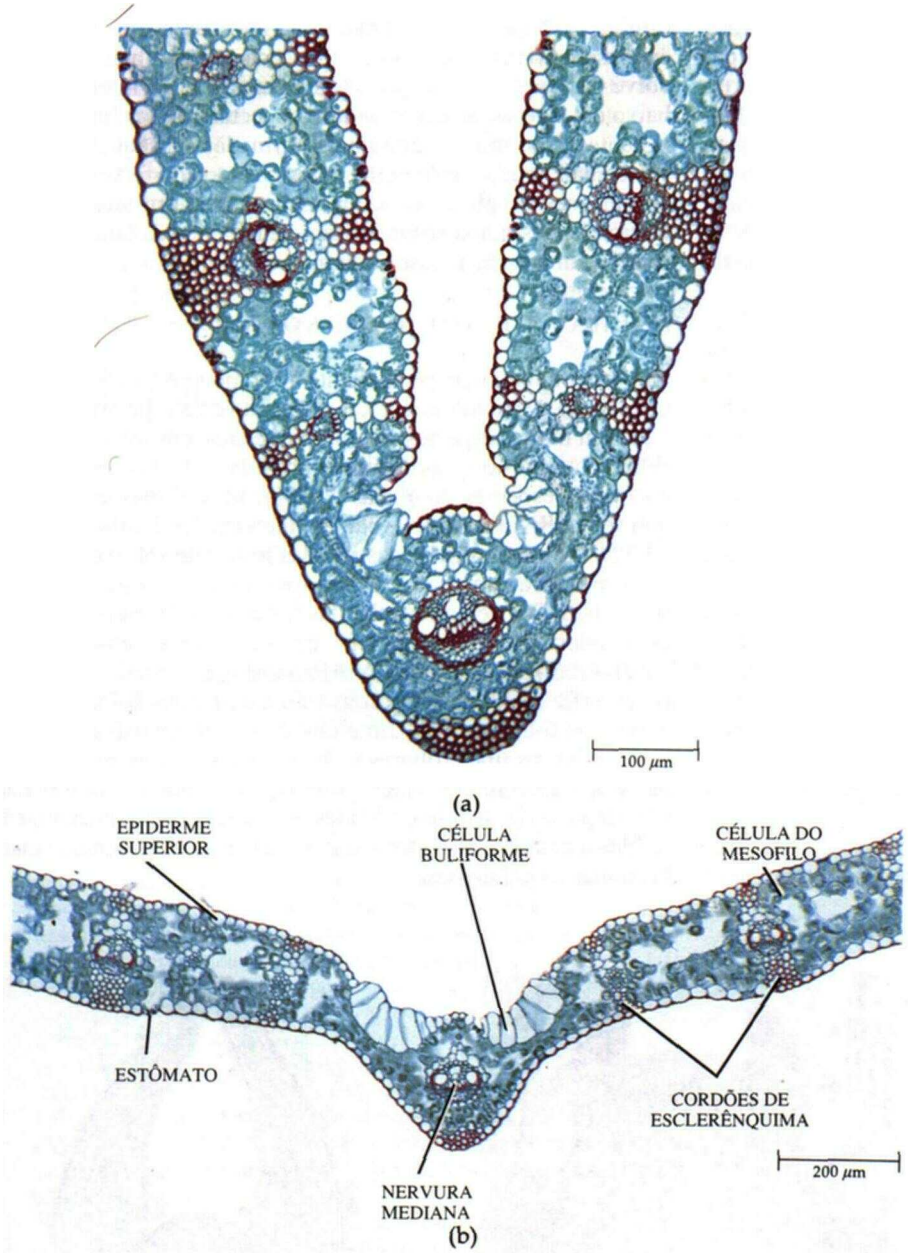
Outra diferença estrutural marcante entre as folhas de gramíneas C_3 e C_4 é sua distância intervenal, ou seja, as distâncias entre as bainhas dos feixes vasculares lateralmente adjacentes. Nas gramíneas C_4 somente duas a quatro células do mesofilo estão presentes entre as bainhas dos feixes lateralmente adjacentes; nas gramíneas C_3, mais de quatro células (em um estudo verificou-se uma média de 12 para as espécies C_3) do mesofilo estão presentes entre as bainhas dos feixes adjacentes.

As folhas das plantas C_4 geralmente exportam fotoassimilados de modo mais rápido e mais completo do que as das plantas C_3. As razões para estas diferenças são desconhecidas, mas tem sido sugerido que as diferenças em termos de distância física entre as células do mesofilo e do floema possam influenciar a taxa de descarregamento dos fotoassimilados dentro dos tubos crivados.

A epiderme das gramíneas é composta de uma variedade de tipos celulares. A maior parte das células epidérmicas é estreita e alongada. Algumas células especialmente grandes, denominadas **células buliformes**, ocorrem em fileiras longitudinais e são tidas como participantes do mecanismo de dobramento ou enrolamento e de desdobramento ou desenrolamento das folhas, respostas resultantes das mudanças no potencial hídrico (Fig. 23.27). Durante a perda excessiva de água, as células buliformes tornam-se flácidas e a folha dobra-se ou enrola-se. Outras células especializadas são as células-guarda dos estômatos que estão associadas com as células subsidiárias (Fig. 23.23; ver também Fig. 21.23).

Desenvolvimento da Folha

A primeira evidência estrutural do início da formação da folha na maioria das angiospermas é o aparecimento de divisões periclinais abaixo da protoderme na região periférica do ápice



23.27
*Secções transversais da folha do capim pé-de-galinha (*Poa annua*, uma gramínea anual C_3). Porções de folhas dobrada* (a) *e desdobrada* (b) *incluindo a nervura mediana. Na folha de gramíneas, o mesofilo não é diferenciado em parênquimas paliçádico e lacunoso. Cordões de células de esclerênquima comumente ocorrem acima e abaixo das nervuras. A epiderme da folha das gramíneas contém células buliformes — células epidérmicas grandes, supostamente responsáveis pelo dobramento e desdobramento (enrolamento e desenrolamento) dessas folhas. Na folha de* Poa *mostrada em* (a)*, as células buliformes localizadas na epiderme superior estão parcialmente colapsadas e a folha está dobrada. Um aumento na turgescência das células buliformes presumivelmente causaria o desdobramento da folha* (b).

caulinar. Uma combinação de expansão celular e divisões posteriores logo resulta na formação de uma **protuberância foliar** (Fig. 23.28a); estabelece-se ainda um centro de atividade mitótica no ápice a um tempo e localização definidos em relação às folhas previamente iniciadas. Tanto antes quanto durante a formação da protuberância, um cordão procambial aparece abaixo do primórdio foliar jovem.

Com a continuação do crescimento para cima, a protuberância foliar se desenvolve em uma estrutura ereta — o *primórdio foliar* (Fig. 23.28b). Nas dicotiledôneas esta estrutura logo desenvolve regiões localizadas, com atividade meristemática em lados aproximadamente opostos do seu eixo, iniciando a formação de uma lâmina (Fig. 23.29).

O crescimento apical do primórdio foliar é de curta duração. A expansão e o aumento em comprimento da folha ocorre em grande parte pelo *crescimento intercalar*, ou seja, pela divisão e aumento celulares por toda a folha, mas com maior contribuição do aumento celular. No início do desenvolvimento da lâmina, estabelece-se um certo número de camadas celulares no mesofilo. Este padrão de camadas é mantido por causa da predominância das divisões anticlinais (em ângulos retos à superfície foliar) entre as camadas, embora o número de camadas possa aumentar durante o desenvolvimento posterior. Este tipo de atividade meristemática é atribuída ao *meristema em placa*. As diferenças nas taxas de divisão e expansão celulares nas várias camadas da lâmina resultam na formação de numerosos espaços intercelulares e produzem o mesofilo característico da folha. De modo geral, a folha pára de crescer primeiro no ápice e depois na base. Comparado ao crescimento do caule, o crescimento da maioria das folhas é de curta duração. O crescimento ilimitado ou prolongado dos meristemas apicais vegetativos é descrito como *indeterminado*, e o tipo restrito de crescimento exibido pela folha e pelos ápices florais é dito como ***determinado***.

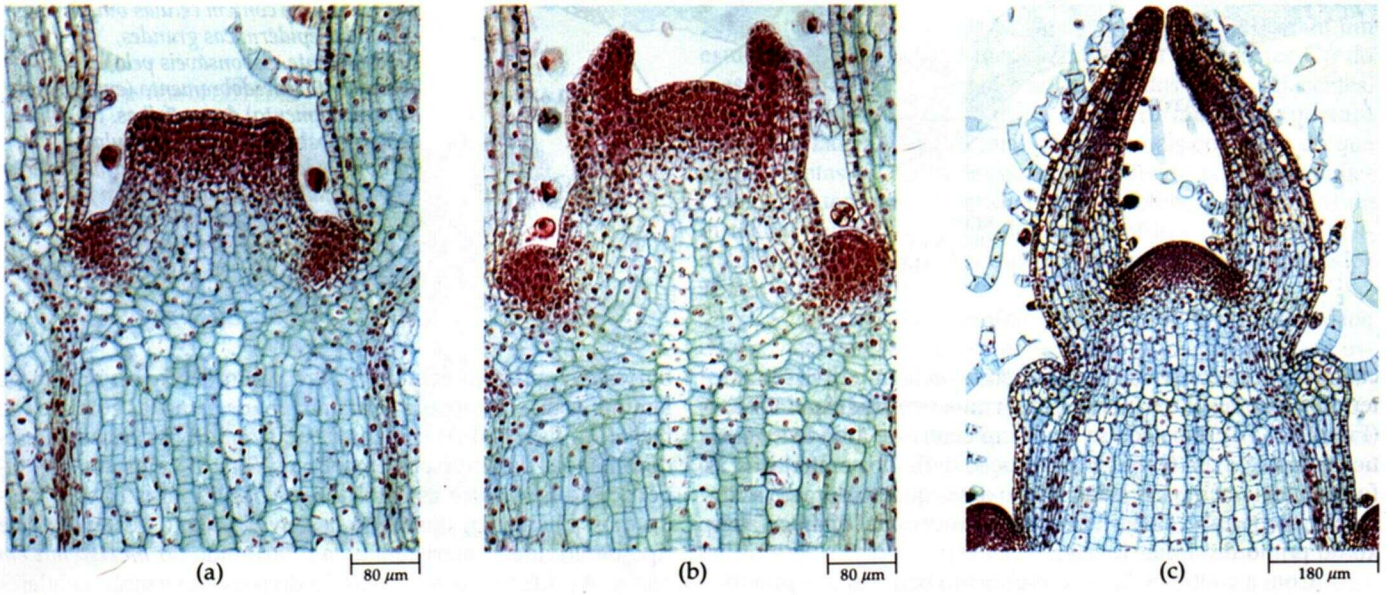
O desenvolvimento vascular numa folha de dicotiledônea inicia-se com a diferenciação do procâmbio da futura nervura principal. Este procâmbio se diferencia para cima entrando no primórdio como uma extensão do procâmbio do traço foliar (Fig. 23.28c). Todas as nervuras de maior calibre se desenvolvem para cima e/ou para fora em direção às margens da folha, em continuidade com as nervuras de maior porte. Assim, o ápice foliar é a primeira parte da folha a ter um sistema de nervuras completo. Este curso de desenvolvimento reflete a completa maturação da folha que ocorre do ápice para a base.

O desenvolvimento das folhas de monocotiledôneas difere daquele das folhas de dicotiledôneas em vários aspectos. Por exemplo, nas gramíneas tais como o milho ou a cevada, o desenvolvimento da base da bainha foliar é aparentemente precoce, pois a atividade de crescimento se espalha lateralmente a partir dos flancos do primórdio foliar em desenvolvimento, envolvendo completamente o ápice do caule. À medida que o primórdio cresce em comprimento, ele gradualmente adquire um formato de capuz (Fig. 23.31). O desenvolvimento posterior da lâmina se dá de modo linear, com novas células sendo acrescentadas pela atividade de um meristema basal intercalar. O alongamento da folha é restrito a uma pequena região acima da região de divisões celulares, e maiores porções da lâmina se apresentam mais desenvolvidas sucessivamente. O crescimento da bainha se inicia relativamente tarde em relação ao desenvolvimento da lâmina. O limite entre lâmina e bainha não é distinto até que a lígula, uma fina projeção no topo da bainha, comece a se desenvolver (Fig. 23.16b).

O desenvolvimento do sistema vascular das folhas de gramíneas inicia-se com o feixe mediano. Em cevada este feixe se origina isoladamente no caule, na base de um primórdio foliar em desenvolvimento, e, como um cordão procambial, se desenvolve para cima em direção à folha em desenvolvimento e para baixo em direção ao caule para se conectar com os feixes preexistentes. Nervuras longitudinais, formadas subseqüentemente, crescem de modo similar em ambos os lados do feixe mediano; as maiores se alternam com as menores em sua origem. Interconexões transversais iniciam-se no ápice da lâmina e progridem em direção à base da lâmina.

FOLHAS DE SOL E DE SOMBRA

Fatores ambientais, especialmente a luz, podem ter efeitos substanciais no desenvolvimento, no tamanho e na espessura das folhas. Em muitas espécies, as folhas que crescem sob altas intensidades luminosas — as denominadas *folhas de sol* — são menores e mais espessas do que as denominadas *folhas de sombra*, que se desenvolvem sob baixas intensidades luminosas (Fig. 23.32). O aumento em espessura das folhas de sol se deve principalmente a um maior desenvolvimento do parênquima paliçádico. O sistema vascular das folhas de sol é mais extenso e as paredes das células epidérmicas são mais espessas do que aquelas das folhas de sombra. Além disso, a razão da área interna superficial do mesofilo com a área da lâmina foliar é muito maior nas folhas de sol. Um efeito destas diferenças é que embora ambos os tipos foliares tenham taxas de fotossíntese similares em baixas intensidades luminosas, as folhas de sombra não são adaptadas às altas intensidades luminosas e, conseqüentemente, elas têm uma taxa de fotossíntese máxima relativamente mais baixa nestas condições.



23.28
Alguns estágios iniciais do desenvolvimento foliar em Coleus blumei, *observado em secções longitudinais do ápice do eixo caulinar. As folhas em Coleus ocorrem em pares, opostas umas às outras nos nós (ver Fig. 23.2).* (a) *Duas pequenas saliências ou protuberâncias foliares podem ser vistas opostas uma à outra nos flancos do meristema apical. Além disso, um primórdio de gema pode ser visto surgindo na axila de cada uma das duas folhas jovens, abaixo.* (b) *Dois primórdios foliares eretos se desenvolvem das gemas foliares. Notar os cordões procambiais estendendo-se para cima dentro do primórdio foliar. Os primórdios das gemas, abaixo, estão mais adiantados no desenvolvimento do que aqueles em* (a). *À medida que os primórdios foliares se alongam* (c), *os cordões procambiais, que são contínuos com os traços foliares do procâmbio no caule, continuam a se desenvolver em folhas. Tricomas, ou pêlos epidérmicos, desenvolvem-se muito precocemente de certas células protodérmicas, muito antes de a protoderme maturar e originar a epiderme.*

bora ambos os tipos foliares tenham taxas de fotossíntese similares em baixas intensidades luminosas, as folhas de sombra não são adaptadas às altas intensidades luminosas e, conseqüentemente, elas têm uma taxa de fotossíntese máxima relativamente mais baixa nestas condições.

Uma vez que as intensidades luminosas variam grandemente nas diferentes partes das copas das árvores, formas extremas de folhas de sol e de sombra podem ser encontradas. Folhas de sol e de sombra também ocorrem em plantas arbustivas e herbáceas. Sua formação pode ser induzida pelo cultivo de plantas sob intensidades luminosas altas ou baixas.

Abscisão Foliar

Em muitas plantas, a queda da folha — o processo de **abscisão** — é precedido por determinadas mudanças estruturais e químicas próximo à base do pecíolo. Estas mudanças resultam na formação de uma **zona de abscisão** (Fig. 23.33). Nas dicotiledôneas lenhosas, duas camadas podem ser distinguidas na zona de abscisão: uma camada de separação (abscisão) e uma camada protetora. A camada de separação consiste em células relativamente curtas e com espessamentos parietais pouco desenvolvidos que a tornam estruturalmente fraca. Anteriormente à abscisão, certos íons e moléculas reutilizáveis retornam ao caule, entre eles os íons magnésio, ácidos aminados (derivados das proteínas) e os açúcares (alguns derivados do amido). Então, enzimas quebram as paredes celulares na camada de separação. As mudanças na parede celular podem incluir enfraquecimento da lamela média e hidrólise das próprias paredes celulósicas. A divisão celular pode preceder a separação real. Se ocorrer a divisão celular, as paredes celulares recém-formadas são as mais amplamente afetadas pelo fenômeno da degradação. Abaixo da camada de separação, uma camada protetora composta de células fortemente suberificadas é formada, isolando posteriormente a folha do corpo principal da planta, antes que ela se desprenda. Tiloses podem ser formadas nos elementos traqueais antes da abscisão (ver Cap. 24). Eventualmente, a folha encontra-se presa à planta apenas

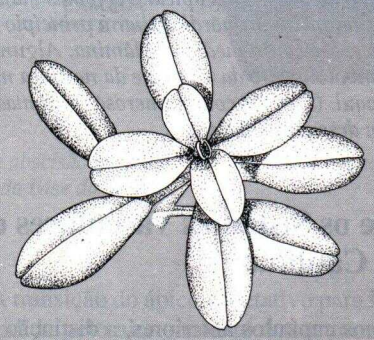
Dimorfismo Foliar em Plantas Aquáticas

No meio ambiente natural, as folhas das plantas floríferas aquáticas podem se desenvolver de dois modos distintos. Sob a água desenvolvem-se em estruturas estreitas e, freqüentemente, muito partidas (formas aquáticas), e sobre a superfície da água desenvolvem-se em folhas de aparência praticamente comum (formas terrestres). É possível induzir folhas imaturas a desenvolverem-se em uma forma atípica, para um dado ambiente, pela aplicação de um tratamento especial.

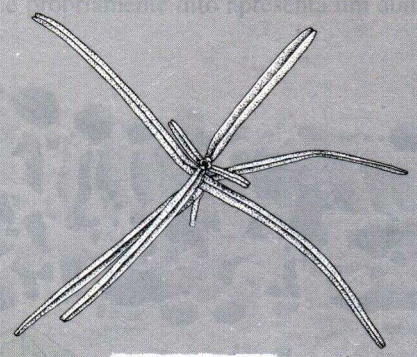
Durante o estudo na planta aquática *Callitriche heterophylla* foi descoberto que o ácido giberélico — um hormônio vegetal — induzia a produção de folhas com formas aquáticas em ramos aéreos (ramos emergentes). O ácido abscísico, outro hormônio vegetal (ver Cap. 25), levava à formação de folhas com formas terrestres em ramos submersos. Altas temperaturas ou a adição de manitol (álcool derivado do açúcar manose) à água também causava a formação de folhas com formas terrestres em ramos submersos.

Na natureza, a pressão de turgescência celular nas folhas submersas (forma aquática) é relativamente alta, enquanto que a das folhas emergentes (forma terrestre) é relativamente baixa. Os valores mais baixos nas folhas emergentes podem ser atribuídos, em parte, à perda de vapor d'água pela transpiração através dos numerosos estômatos nas superfícies foliares. A presença de células epidérmicas mais longas nas folhas maduras (com forma aquática) está associada às maiores pressões de turgescência durante o desenvolvimento destas folhas.

O ácido giberélico induziu o alongamento das células das folhas emergentes pelo aumento de captação de água e, conseqüentemente, da pressão de turgescência. Na maturidade estas folhas têm todas as características das formas aquáticas típicas, incluindo células epidérmicas longas. A expansão celular mais limitada nos ramos submersos expostos ao ácido abscísico ou a altas temperaturas aparentemente não foi resultado de baixa turgescência; ao contrário, as células tratadas tornaram-se menos flexíveis, não ocorrendo expansão celular mesmo com uma turgescência maior. Ramos submersos crescendo em uma solução de manitol resultaram em pressões de turgescência similares àquelas dos controles emergentes e na formação de folhas com células epidérmicas curtas.



FOLHAS DA FORMA TERRESTRE



FOLHAS DA FORMA AQUÁTICA

Os resultados destes experimentos sugerem que a magnitude relativa da pressão de turgescência celular determina o tamanho final da folha e a forma em *C. heterophylla*. Assim, a mera presença ou ausência de água em volta da folha em desenvolvimento assegura que a folha será convenientemente adaptada à vida sobre ou sob a água.

23.29
Secção transversal de folhas em desenvolvimento de tabaco (Nicotiana tabacum) *agrupadas ao redor do ápice do eixo caulinar, que foi seccionado abaixo do meristema apical. As folhas mais jovens estão mais próximas ao eixo. Um primórdio foliar a princípio não apresenta diferenciação em nervura mediana e lâmina. Alguns estágios jovens no desenvolvimento da lâmina e da nervura mediana podem ser observados aqui. (Porções com numerosos tricomas circundam as folhas em desenvolvimento.)*

Transição entre os Sistemas Vasculares da Raiz e do Eixo Caulinar

Como foi discutido nos capítulos anteriores, a distinção entre os órgãos vegetais é baseada primariamente na distribuição relativa dos tecidos vascular e fundamental. Nas raízes de dicotiledôneas, por exemplo, os tecidos vasculares geralmente formam um cilindro sólido circundado pelo córtex. Além disso, os cordões de floema primário se alternam com os pólos do xilema primário dispostos de forma radiada. Ao contrário, no caule, os tecidos vasculares freqüentemente formam um cilindro de discretos feixes vasculares dispostos em torno da medula, com o floema posicionado no lado externo e o xilema no lado interno. Obviamente, em algum lugar do corpo primário da planta precisa ocorrer uma mudança do tipo de estrutura encontrado na raiz para aquele encontrado no caule. Esta mudança é gradual e a região do eixo da planta no qual ela ocorre é denominada de **região de transição**.

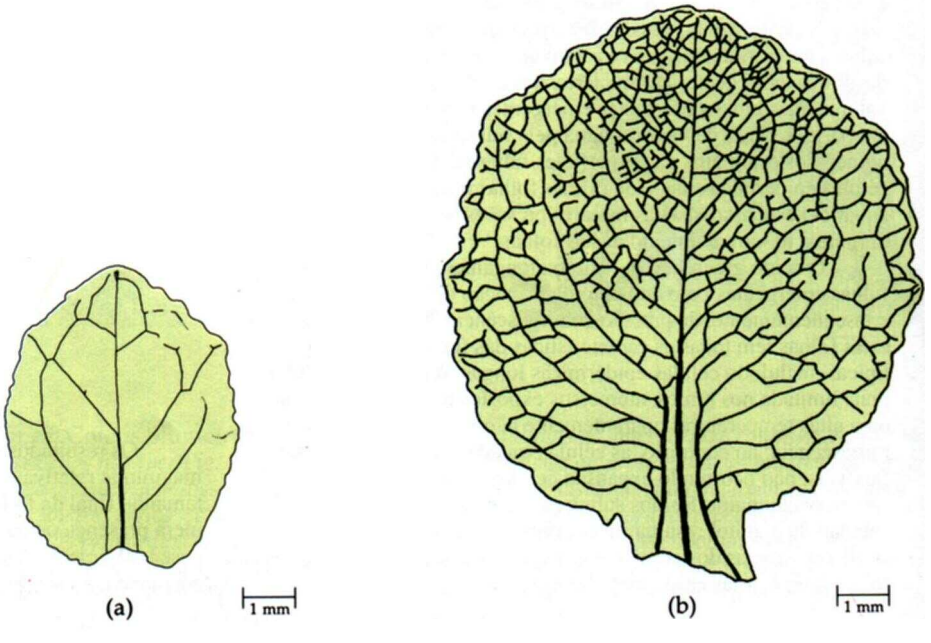
Como foi descrito no Cap. 20, o eixo caulinar e a raiz se originam como uma estrutura única, contínua, durante o desenvolvimento do embrião. Conseqüentemente, a transição vascular ocorre no eixo do embrião ou da plântula jovem. Esta transição é iniciada durante o aparecimento do sistema procambial no embrião e é completada com a diferenciação dos tecidos procambiais diversamente distribuídos na plântula. A continuidade vascular entre os sistemas da raiz e do eixo caulinar é mantida por toda a vida do vegetal.

A estrutura da região de transição pode ser muito complexa e nas regiões de transição dos diferentes tipos de plantas existe muita variação. Na maioria das gimnospermas e dicotiledôneas, a transição vascular ocorre entre a raiz e os cotilédones. A Fig. 23.34 retrata um tipo de região de transição comumente encontrado nas dicotiledôneas. Notar a estrutura diarca (com dois pólos de protoxilema) da raiz, a ramificação e a reorientação do xilema primário e do floema primário, os quais na parte superior do eixo resultam na formação de uma medula, e os traços das primeiras folhas do epicótilo.

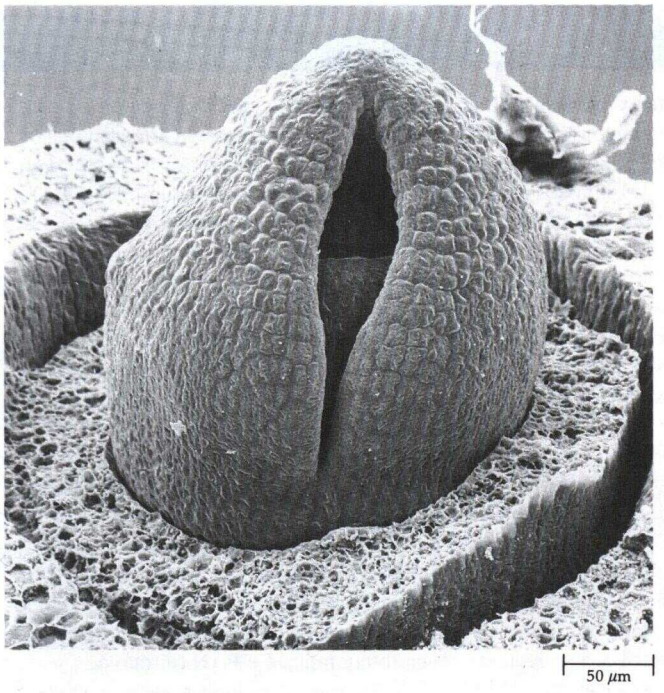
Desenvolvimento da Flor

O desenvolvimento da flor ou da inflorescência encerra a atividade meristemática do ápice vegetativo do eixo caulinar.

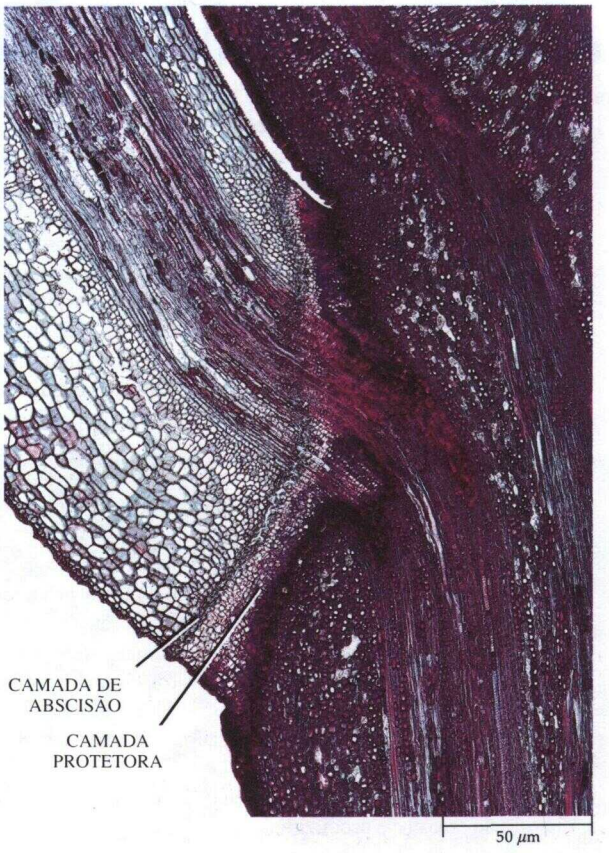
Durante a transição para floração, o ápice vegetativo do eixo caulinar passa por uma seqüência de mudanças estruturais e fisio-



23.30
Diagramas ilustrando dois estágios no desenvolvimento do sistema vascular em uma folha de alface (Lactuca sativa). *Enquanto as nervuras maiores* (a) *se desenvolvem em direção à lâmina, as nervuras menores* (b) *se desenvolvem do ápice para a base da lâmina. Assim, o ápice da folha é a primeira região a ter um sistema de venação completo.*



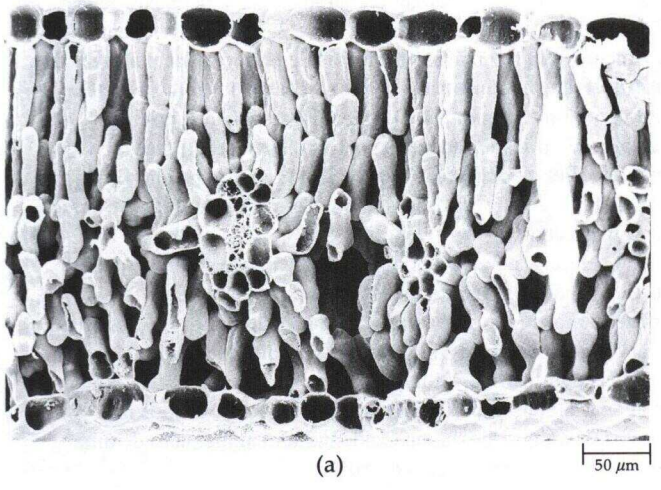
23.31
Elétron-micrografia de varredura de uma folha em desenvolvimento de cevada (Hordeum vulgare). *Neste estágio, a lâmina em desenvolvimento tem a forma de capuz. O ápice do eixo caulinar pode ser visto através da abertura do capuz.*

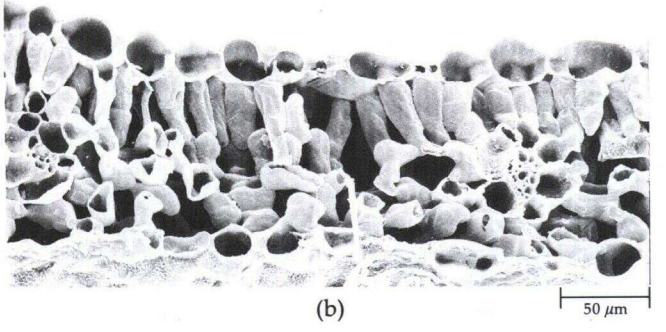


23.33
Zona de abscisão na folha de Acer, *vista em secção longitudinal através da base do pecíolo.*

lógicas e é transformado em ápice reprodutivo. Conseqüentemente, a floração pode ser considerada como um estágio do desenvolvimento do ápice vegetativo do eixo caulinar e da planta como um todo. Visto que o ápice reprodutivo exibe um padrão de crescimento determinado, a floração nas plantas anuais indica que esta planta está se aproximando do término do seu ciclo vital. Em contrapartida, a floração nas plantas perenes pode ser repetida. Vários fatores ambientais, incluindo o comprimento do dia e a temperatura, estão envolvidos na indução da floração (ver Cap. 26).

A transição do ápice vegetativo para floral é freqüentemente precedida pelo alongamento dos entrenós e pelo precoce desenvolvimento de gemas laterais abaixo do ápice do eixo caulinar. O ápice propriamente dito apresenta um aumento marcante na





23.32
Elétron-micrografia de varredura mostrando as nervuras transversais de (a) *folhas de sol e* (b) *folhas de sombra de* Thermopsis montana, *um membro da família da ervilha (Fabaceae). Notar que a folha de sol é consideravelmente mais espessa do que a folha de sombra, uma condição devida principalmente ao maior desenvolvimento do parênquima paliçádico na folha de sol.*

Plantas, Poluição do Ar e Chuva Ácida

A folha da planta, como o pulmão humano, funciona apenas quando está apta à troca gasosa com a atmosfera. Em conseqüência, a folha, assim como o pulmão, é um órgão altamente suscetível à poluição do ar.

A poluição do ar apresenta-se sob muitas formas. Alguns poluentes são partículas. Essas partículas podem ser orgânicas, como aquelas presentes na fumaça produzida pela queima de combustíveis fósseis e de lixo, ou inorgânicas, tais como poeiras de fornos de cimento, de fundições e os compostos de chumbo liberados pela combustão de gasolina que contém chumbo. Tais partículas são um dos componentes principais da névoa (*smog*) e reduzem a quantidade de luz solar que alcança a superfície terrestre. Apresentam também efeitos danosos diretamente sobre as plantas. Podem obstruir os estômatos e impedi-los de funcionar ou — particularmente as partículas metálicas — atuar como venenos para os vegetais.

Os fluoretos, que entram no ar como produtos do despejo das manufaturas de fosfatos, aço, alumínio e outros produtos industriais, agem como venenos acumulativos. Entram nas folhas através dos estômatos e causam o colapso do tecido vegetal, aparentemente pela inibição das enzimas relacionadas à síntese de celulose. Milhares de acres de cítricos na Flórida foram danificados pelos fluoretos descarregados pelas fábricas de fertilizantes fosfatados.

Quando minérios contendo enxofre são processados, o dióxido de enxofre é produzido:

$$2CuS + 3O_2 \rightarrow 2CuO + 2SO_2$$

O dióxido de enxofre tem um sabor agridoce desagradável; ele é pouco comum entre os poluentes atmosféricos, sendo percebido pelo paladar, em menores concentrações, do que pelo olfato. Os óxidos de enxofre são também produzidos pela queima de combustíveis fósseis contendo enxofre. Em atmosfera úmida, os óxidos de enxofre reagem com a água formando gotículas de ácido sulfúrico, ácido corrosivo forte, um componente da chuva ácida. Em diversas partes dos Estados Unidos, desertos virtuais têm sido criados pela emissão de dióxido de enxofre combinado com metais. A partir de 1905, controles de poluição atmosférica foram instituídos em áreas ao redor de fundições de cobre no Tennessee, mas a área circundante, outrora recoberta por uma floresta exuberante, permanece árida até hoje. Não somente a vegetação foi totalmente destruída, como também o ácido lixiviou os nutrientes do solo. De modo semelhante, numa área de fundição de cobre no Vale de Sacramento, Califórnia, toda a vegetação foi destruída em uma área de 260 quilômetros quadrados e o crescimento foi seriamente afetado por mais de 320 quilômetros quadrados.

O tipo de poluição atmosférica mais familiar aos californianos é a névoa fotoquímica, a qual é produzida pelos raios solares atuando nas descargas dos automóveis. A área de Los Angeles oferece um local ideal para a formação da névoa fotoquímica devido ao uso intenso do automóvel e ao fato de que as montanhas ao norte e a leste formam uma "bacia", que impede a dispersão dos reagentes. Não somente muitas espécies de plantas são incapazes de sobreviver na cidade (o que é válido para muitas outras cidades grandes do mundo), mas a névoa que se afasta da bacia de Los Angeles está danificando a agricultura e matando as florestas de pinheiros nas montanhas, a uma distância de 160 quilômetros.

Um dos principais ingredientes da névoa fotoquímica é o dióxido de nitrogênio, NO_2, o qual é produzido por qualquer processo de combustão que ocorra no ar (o ar seco consiste em 77% de nitrogênio) e, conseqüentemente, está presente na descarga dos automóveis. Sob a influência da luz, o NO_2 é desdobrado em NO e em oxigênio atômico. Este último é extremamente reativo e forma o ozônio, O_3, pela reação com o oxigênio molecular.

Reações similares, potencializadas pela luz ultravioleta, ocorrem nas camadas mais externas da atmosfera, produzindo o escudo de ozônio descrito no Cap. 1. O ozônio pode ser também produzido por uma faísca elétrica e é a fonte do odor "puro" percebido após uma tempestade de relâmpagos. O ozônio é uma substância altamente tóxica. Nas plantas, ele danifica as células com paredes delgadas do parênquima paliçádico, aparentemente afetando a permeabilidade das membranas das células e de seus cloroplastos. Outro componente da névoa fotoquímica é o PAN (nitrato de peroxiacetila, $C_2H_3O_5N$). Este é várias vezes mais tóxico do que o ozônio, mas está normalmente presente em concentrações muito mais baixas. A fotossíntese é reduzida em 66% por uma concentração de névoa fotoquímica de 0,25 parte por milhão.

Atualmente, há muita preocupação com relação aos efeitos adversos da chuva ácida no meio ambiente. Sob condições normais, a chuva sobre uma área não poluída deveria ter um pH de 5,6. Com a queima de combustíveis fósseis e a fundição de minérios sulfurosos, as grandes quantidades de óxidos de enxofre e óxidos de nitrogênio emitidos para a atmosfera reagem com a água para formar ácidos fortes (ácido sulfúrico e ácido nítrico). A chuva e a neve formadas em tais áreas têm um pH menor do que 5,6. O fenômeno de "precipitação ácida" (pH abaixo de 5,6) é comum hoje em dia e ocorre sobre grandes áreas da Europa ocidental, do leste dos Estados Unidos e do sudeste do Canadá, onde o pH médio anual da precipitação varia de 4 a 4,5. Além disso, a chuva de tempestades individuais é, freqüentemente, muito mais ácida. Chuvas ácidas têm sido registradas na Escócia, Noruega e Islândia com valores de pH de 2,4, 2,7 e 3,5, respectivamente. O movimento para reduzir os problemas de poluição local através da construção de chaminés altas nas fundições e nas indústrias têm criado problemas regionais. Os poluentes emanados das altas chaminés são transportados por longas distâncias através da atmosfera. Por exemplo, mais de 75% do enxofre na chuva que cai nos países escandinavos é tido como originado nas Ilhas Britânicas e na Europa central.

O efeito da chuva ácida na vegetação não é bem entendido, mas está sendo atualmente investigado por todo o hemisfério norte. Tem-se demonstrado que as chuvas ácidas diminuem o crescimento das árvores nas florestas da Suécia. Além disso, chuvas ácidas simuladas danificam as folhas e inibem a germinação das sementes. Em apenas alguns anos a observação de danos ocorridos nas florestas da antiga Alemanha Ocidental têm aumentado de uma pequena percentagem a mais de 50%.

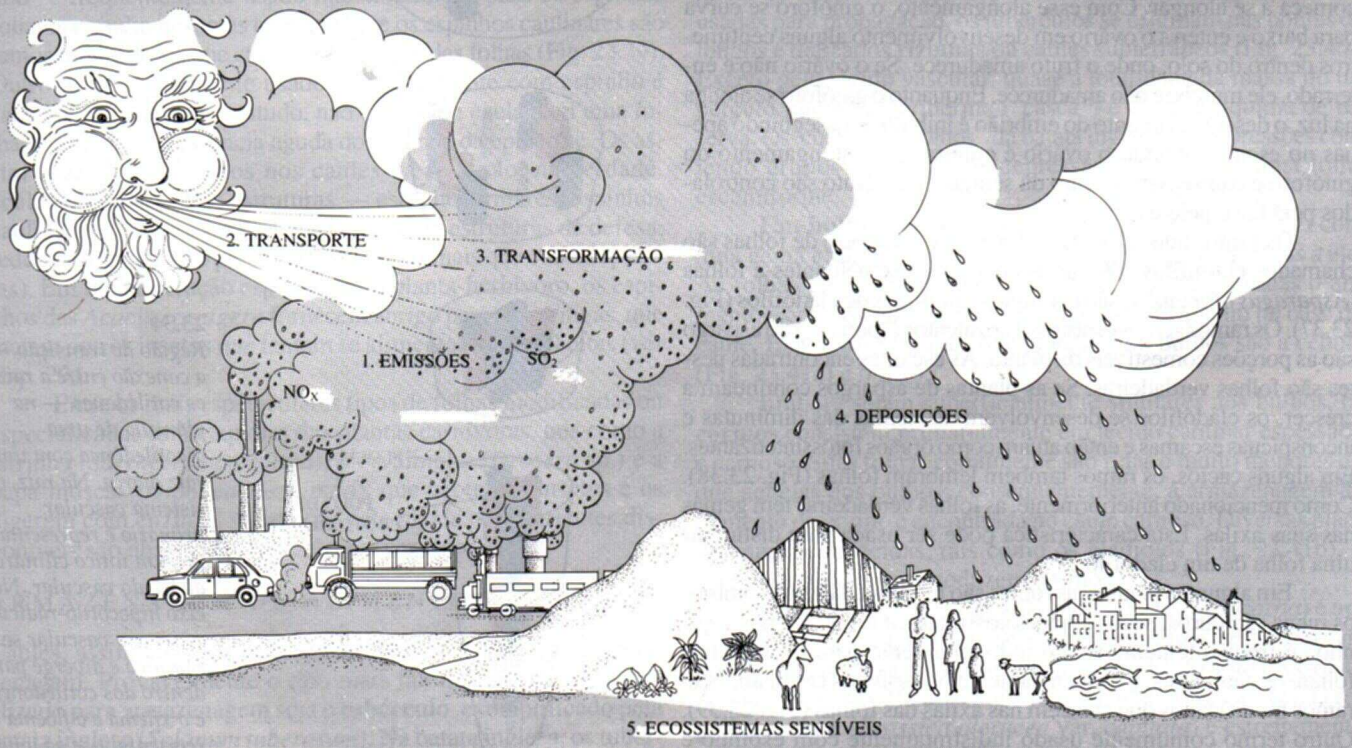
O efeito mais evidente da chuva ácida tem ocorrido nas populações de peixes, as quais têm sido virtualmente eliminadas dos lagos acidificados em algumas partes do mundo. Tem-se sugerido

que a maior parte da toxicidade para os peixes seja realmente devida ao aumento nas concentrações de alumínio, não sendo assim diretamente atribuída à acidificação da água. O alumínio, que ocupa cerca de 5% da crosta terrestre, é quase completamente insolúvel em água neutra ou alcalina e, assim, não está biologicamente disponível. Como resultado da chuva ácida, contudo, concentrações de alumínio dissolvido em alguns lagos pode aumentar a níveis tóxicos para os peixes e outros organismos aquáticos. A solubilidade de outros metais tóxicos, tais como o chumbo, o cádmio e o mercúrio, também aumenta fortemente com a diminuição do pH.

(a) *O dano causado pelo dióxido de enxofre na folha de* Rubus *é caracterizado por áreas de tecido foliar danificado circundado por áreas de tecido sadio.* (b) *O dano causado pelo ozônio na folha de tabaco* (Nicotiana tabacum) *aparece como pontos ou falhas formados por tecido morto na superfície adaxial da folha. Em casos de dano grave pelo ozônio, as falhas coalescem em lesões maiores, que são visíveis em ambas as superfícies foliares.* (c) *A chuva ácida acontece quando os óxidos de enxofre e nitrogênio reagem com a água na atmosfera, formando os ácidos sulfúrico e nítrico.*

(a)

(b)



(c)

atividade mitótica, acompanhado por mudanças nas dimensões e na organização; o ápice relativamente pequeno com o tipo de organização túnica-corpo torna-se largo e com uma forma semelhante a um domo.

O início e os estágios mais jovens do desenvolvimento das sépalas, pétalas, estames e carpelos são bastante similares àqueles das folhas. Comumente, o início do desenvolvimento das partes florais se dá pelas sépalas, seguida das pétalas, então os estames e finalmente os carpelos (Fig. 23.35). Esta ordem usual de aparecimento das partes florais tem a mesma relação espacial relativa entre si. As partes florais podem permanecer separadas durante seu desenvolvimento ou podem unir-se dentro de verticilos diferentes (coalescência) ou entre verticilos (adnação).

A estrutura básica da flor e algumas de suas variações foram discutidas nos Caps. 18 e 19.

Modificações do Caule e da Folha

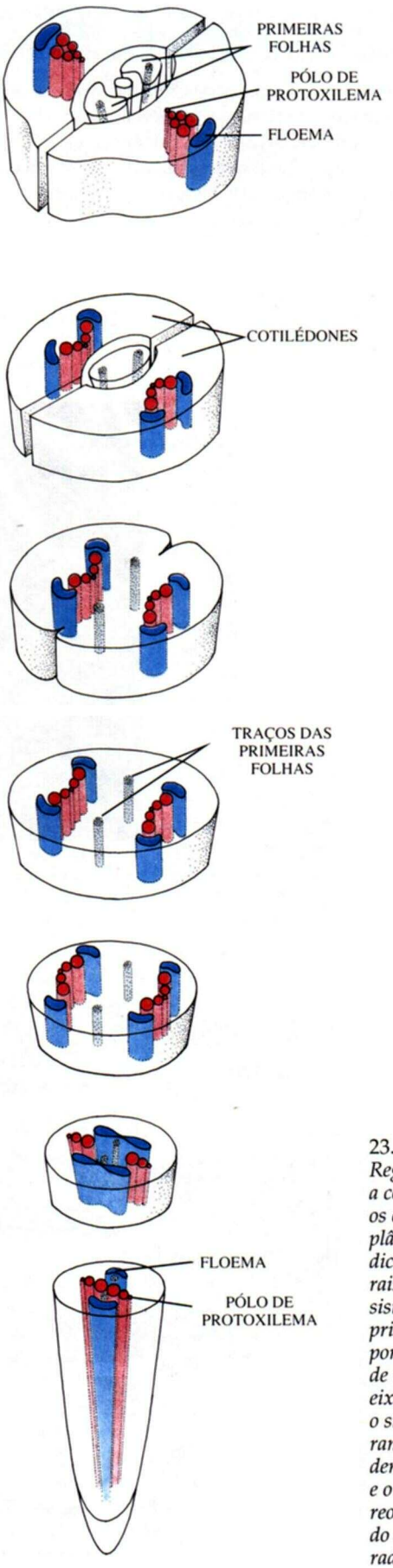
Os caules e as folhas podem passar por modificações e desempenhar funções diferentes daquelas comumente associadas a esses dois componentes do eixo caulinar. Uma das modificações mais comuns é a formação de **gavinhas**, que auxiliam no suporte. Algumas gavinhas são caules modificados. Na cortina-japonesa (*Parthenocissus tricuspidata*) e na trepadeira-da-virgínia (*P. quinquefolia*), tais estruturas formam discos adesivos nas suas extremidades. Na videira (*Vitis*) (Fig. 23.36) são caules modificados que se enrolam ao redor da estrutura de suporte. Essas gavinhas algumas vezes produzem pequenas folhas ou flores.

Outras gavinhas são modificações da folha. Em leguminosas, como no caso da ervilha (*Pisum sativum*), estas gavinhas constituem a parte terminal de uma folha composta pinada (Fig. 23.15).

O amendoim (*Arachis hypogaea*) apresenta outra interessante adaptação. Após a fertilização, os estames e a corola da flor caem e um entrenó, o ginóforo, localizado entre o ovário e o receptáculo, começa a se alongar. Com esse alongamento, o ginóforo se curva para baixo e enterra o ovário em desenvolvimento alguns centímetros dentro do solo, onde o fruto amadurece. Se o ovário não é enterrado, ele murcha e não amadurece. Enquanto o ginóforo se alonga na luz, o desenvolvimento do embrião é inibido, prosseguindo apenas no escuro, quando o ovário é enterrado. O alongamento do ginóforo e o desenvolvimento da semente e do fruto são controlados pela luz e pelo escuro.

Os ramos que assumem o formato e o aspecto de folhas são chamados **cladófilos**. Os ramos de aspargo semelhantes a folhas (*Asparagus officinalis*) são exemplos familiares de cladófilos (Fig. 23.37). Os ramos aéreos espessos e suculentos ("pontas") do aspargo são as porções comestíveis da planta. As escamas encontradas nestes são folhas verdadeiras. Se as plantas de aspargos continuam a crescer, os cladófilos se desenvolvem nas axilas das diminutas e inconspícuas escamas e então atuam como órgãos fotossintetizantes. Em alguns cactos, os ramos também lembram folhas (Fig. 23.38). Como mencionado anteriormente, as folhas verdadeiras têm gemas nas suas axilas. Esta característica pode ser usada para distinguir uma folha de um cladófilo.

Em algumas plantas, as folhas são modificadas em espinhos, os quais são duros, secos e não-fotossintetizantes. O termo "espinho" é freqüentemente usado indistintamente para os espinhos foliares e caulinares, mas tecnicamente os espinhos caulinares são ramos modificados que crescem nas axilas das folhas (Fig. 23.39). Outro termo comumente usado indistintamente com espinho é "acúleo". Um acúleo, contudo, não é nem um caule nem uma folha, mas uma excrescência aguda do córtex e da epiderme. Os as-



23.34 *Região de transição — a conexão entre a raiz e os cotilédones — na plântula de uma dicotiledônea com uma raiz diarca. Na raiz, o sistema vascular primário é representado por um único cilindro de tecido vascular. No eixo hipocótilo-radícula, o sistema vascular se ramifica e diverge para dentro dos cotilédones, e o xilema e o floema reorientam-se ao longo do eixo hipocótilo-radícula.*

Evolução Convergente

Forças seletivas comparáveis, agindo em plantas que crescem em habitats similares, mas em diferentes partes do mundo, freqüentemente fazem com que espécies não relacionadas assumam aparência similar. O processo pelo qual isto ocorre é conhecido como evolução convergente.

Vamos considerar algumas características adaptativas das plantas que crescem em ambientes desérticos — caules suculentos e colunares (os quais garantem a capacidade de armazenar água), espinhos protetores e folhas reduzidas. Três famílias fundamentalmente diferentes de plantas floríferas — *Euphorbiaceae*, *Cactaceae* e *Asclepiadaceae* — têm membros que evoluíram nesta direção. Os representantes das euforbiáceas e asclepiadáceas com aspecto semelhante a cactos aqui mostrados evoluíram de plantas com folhas e com aparência bastante diferente umas das outras.

Os cactos nativos (com uma exceção) ocorrem exclusivamente no Novo Mundo. Os representantes suculentos comparáveis das famílias das euforbiáceas e asclepiadáceas ocorrem principalmente nas regiões desérticas da Ásia e especialmente da África, onde eles desempenham um papel ecológico similar aos dos cactos do Novo Mundo.

Embora as plantas aqui mostradas — (a) *Euphorbia*, um membro da família das euforbiáceas; (b) *Echinocereus*, um cacto; (c) *Hoodia*, uma asclepiadácea — apresentem fotossíntese CAM, todos os três são relacionados e derivados de plantas que apresentam fotossíntese C_3, o que indica que as adaptações fisiológicas envolvidas na fotossíntese CAM também surgiram como resultado de evolução convergente (Cap. 7).

(a)

(b)

(c)

nho" é freqüentemente usado indistintamente para os espinhos foliares e caulinares, mas tecnicamente os espinhos caulinares são ramos modificados que crescem nas axilas das folhas (Fig. 23.39). Outro termo comumente usado indistintamente com espinho é "acúleo". Um acúleo, contudo, não é nem um caule nem uma folha, mas uma excrescência aguda do córtex e da epiderme. Os assim chamados espinhos nos caules da rosa são, na verdade, acúleos. Todas as três estruturas — espinhos foliares, espinhos caulinares e acúleos — podem servir como estruturas de defesa, reduzindo a predação pelos herbívoros (animais que comem plantas). Em uma interação especial entre planta-herbívoro, os espinhos das *Acacia cornigera* fornecem abrigo para as formigas, que matam outros insetos que tentam se alimentar destas plantas (ver Cap. 29).

Entre os mais espetaculares tipos de folhas modificadas ou especializadas estão aquelas das plantas carnívoras, tais como a jarrinha (*Sarracenia purpurea*), o orvalhinho (*Drosera* sp.) e a papa-moscas (*Dionaea muscipula*), que capturam insetos e os digerem com enzimas secretadas pela planta. Os nutrientes disponíveis são absorvidos pela planta (ver Cap. 27).

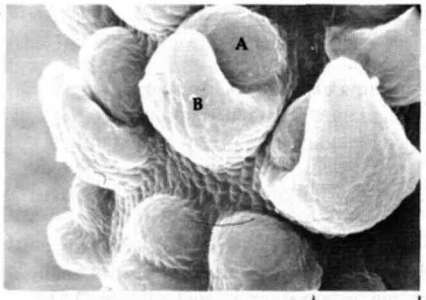
ARMAZENAGEM DE ALIMENTOS

Caules, assim como as raízes, desempenham funções de armazenagem. Provavelmente o tipo mais familiar de caule especializado para armazenagem seja o **tubérculo**, exemplificado pela batata inglesa (*Solanum tuberosum*). Na batata inglesa, os tubérculos se originam no ápice de **estolões** (caules alongados crescendo ao longo da superfície do solo), no caso de plantas originadas de semente. Contudo, quando porções de tubérculos são usadas para propagação, os tubérculos se originam nas pontas de longos e delicados **rizomas** ou caules subterrâneos (Fig. 23.40). Exceto pelo tecido vascular, quase a totalidade da massa do tubérculo interna à periderme ("casca") é um parênquima de reserva. Os chamados "olhos" da batata inglesa são depressões contendo grupos de gemas. A depressão é a axila de uma folha escamiforme.

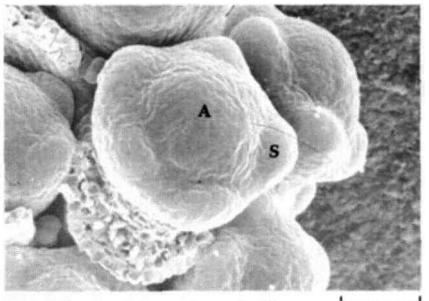
Um **bulbo** consiste em um caule cônico e pequeno com uma gema grande e numerosas folhas modificadas ligadas a ele. As folhas são escamiformes e em suas bases espessadas o alimento é armazenado. Raízes adventícias se originam na base do caule. Exemplos familiares de plantas com bulbos são a cebola (Fig. 23.41a) e o lírio.

Embora sejam superficialmente similares aos bulbos, os **cormos** consistem primariamente em tecido caulinar espessado e carnoso. Suas folhas comumente são finas e muito menores do que aquelas dos bulbos; conseqüentemente, a armazenagem de alimento do cormo é encontrada no caule carnoso. Diversas plantas muito conhecidas, tais como os gladíolos (Fig. 23.41b), o açafrão e o ciclame, produzem cormos.

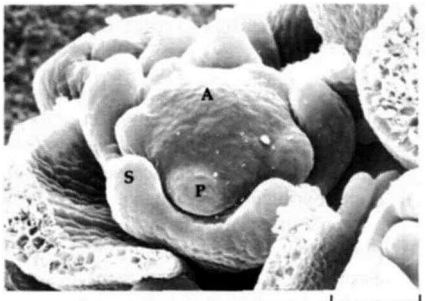
A couve-rábano (*Brassica oleracea* var. *caulocarpa*) é um exemplo de uma planta comestível com um caule de reserva carnoso. O caule curto e espesso ergue-se acima do solo e sustenta diversas folhas com bases muito expandidas (Fig. 23.41c). O repolho comum (*Brassica oleracea* var. *capitata*) é estreitamente relacionado com a couve-rábano. A chamada "cabeça" do repolho consiste em um caule curto sustentando numerosas folhas espes-



(a) 50 μm

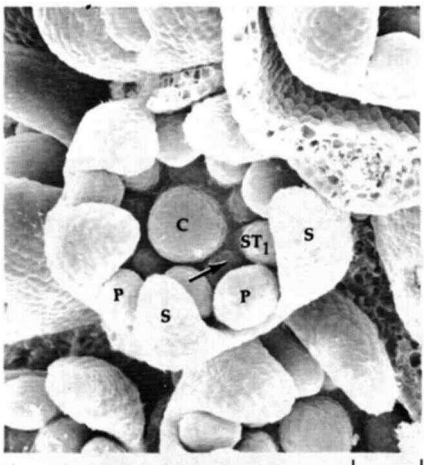


(b) 50 μm

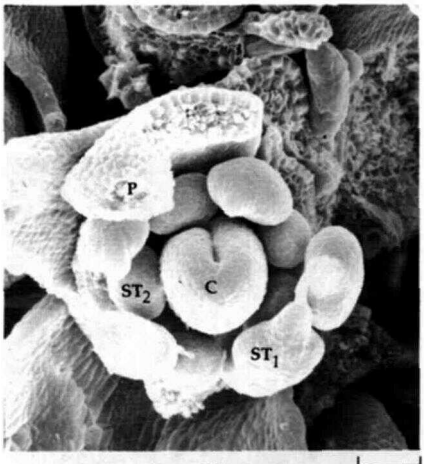


(c) 50 μm

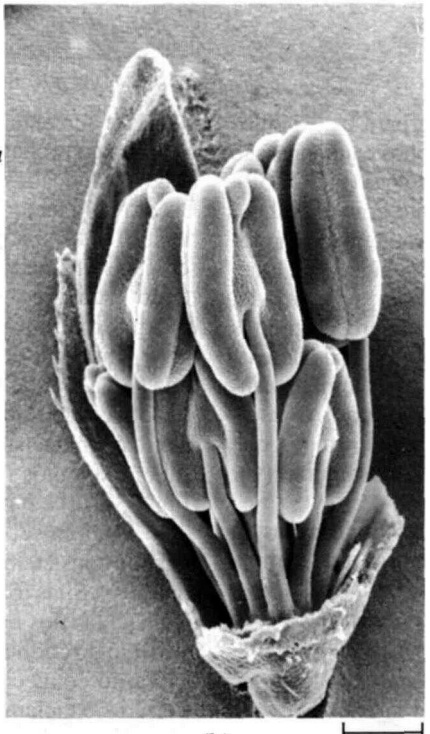
23.35
Elétron-micrografia de varredura mostrando alguns estágios no desenvolvimento da flor perfeita de Neptunia pubescens, *uma leguminosa com simetria radial e partes florais espiraladas. Os ápices das brácteas protetoras foram removidos em* (b) *até* (i). *De* (f) *até* (i) *a maioria das sépalas e pétalas também foi removida.* (a) *Ápice floral (A) na axila de uma bráctea (B).* (b) *Cinco primórdios de sépalas (S) formaram-se ao redor do ápice floral.* (c) *Cinco primórdios de pétalas (P) formaram-se ao redor do ápice floral, alternando com as sépalas (S). Durante seu desenvolvimento, as sépalas formarão um cálice em tubo.* (d) *Cinco primórdios de estames (setas) formaram-se iniciados ao redor do ápice floral, alternando com as pétalas (P).* (e) *Uma segunda espiral de estames (seta) formou-se e seus elementos se alternam com os elementos da primeira espiral de estames (ST_1). O carpelo (C) formou-se no centro do ápice floral. Todas as partes florais estão presentes agora.* (f) *O carpelo desenvolveu agora uma fissura, a qual formará o lóculo do ovário. A primeira espiral de estames ou espiral externa (ST_1) está começando a diferenciar-se em anteras e filetes. (ST_2) designa a segunda espiral de estames ou espiral interna.)* (g) *O carpelo está agora começando a diferenciar o estilete e o ovário.* (h) *Flor mais desenvolvida mostrando ambas as espirais de estames.* (i) *Flor mais desenvolvida com alguns estames removidos para mostrar o carpelo, o qual diferenciou o ovário (O), o estilete e o estigma (seta).*



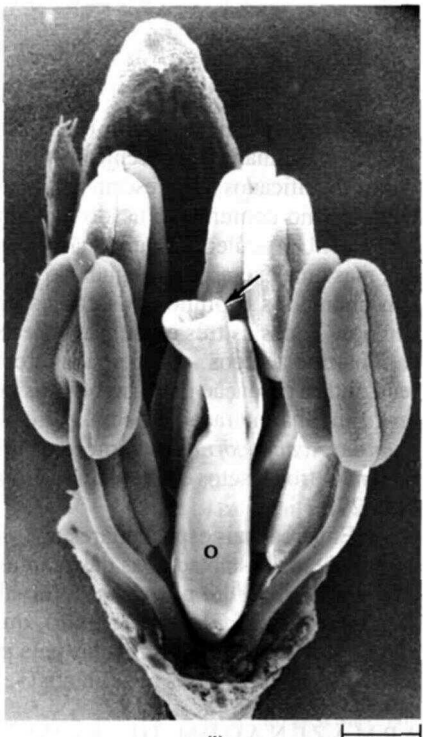
(e) 50 μm



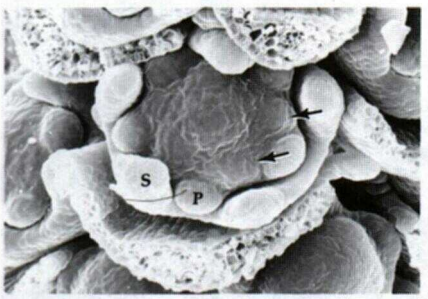
(f) 50 μm



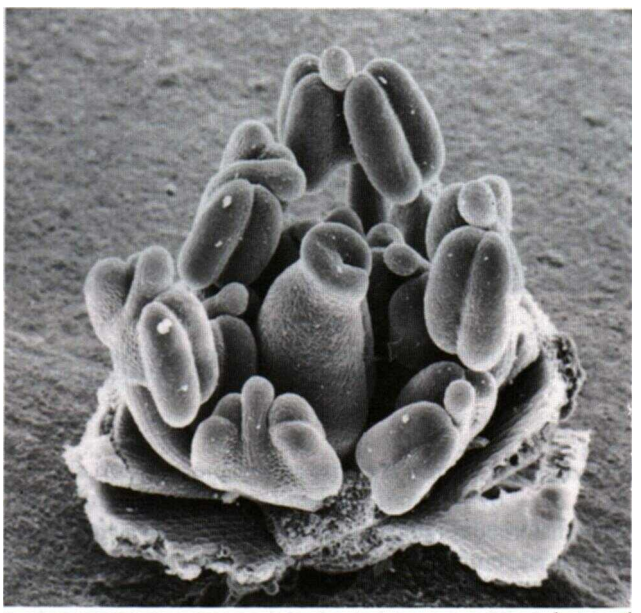
(h) 250 μm



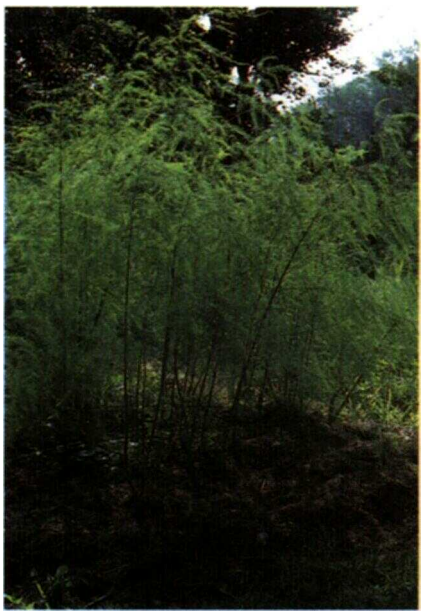
(i) 250 μm



(d) 50 μm



(g) 100 μm



23.37
Os ramos flexíveis do aspargo comestível (Asparagus officinalis) *lembram folhas. Tais caules modificados são denominados cladófilos.*

ARMAZENAGEM DE ÁGUA: SUCULÊNCIA

Plantas suculentas são plantas que têm tecidos sucosos, ou seja, tecidos especializados para armazenagem de água. A maioria destas plantas, tais como os cactos dos desertos americanos, eufórbias dos desertos africanos que têm aparência similar (ver o quadro, Evolução Convergente) e a piteira (*Agave*), normalmente crescem em regiões áridas, onde a capacidade para armazenar água é necessária para a sobrevivência destas. Os caules verdes e suculentos dos cactos servem tanto como órgãos fotossintetizantes quanto de reserva. O tecido armazenador de água consiste em células parenquimáticas grandes e com paredes delgadas, as quais não apresentam cloroplastos.

Na piteira, as folhas são suculentas. Assim como nos caules suculentos, as células parenquimáticas não-fotossintetizantes do tecido fundamental constituem o tecido armazenador de água. Outros exemplos de plantas com folhas suculentas são a *Mesembryanthemum crystallinum*, a *Sedum* e certas espécies de *Peperomia*. Em *M. crystallinum*, as células epidérmicas grandes com apêndices (tricomas), denominadas de vesículas de água, desempenham a função de armazenagem de água. Estas células lembram superficialmente cristais de gelo. As células de armazenagem de água da folha de *Peperomia* são parte de uma epiderme múltipla (com várias camadas) derivada de divisões periclinais da protoderme (Fig. 23.42).

23.36
As gavinhas da videira (Vitis) *são caules modificados.*

(a)

(b)

23.39
(a) *Espinhos, como neste* Ferocactus melocactiformis, *são folhas modificadas.* (b) *Espinhos mostrados nesta fotografia de* Crataegus *são ramos modificados, os quais se originam nas axilas das folhas.*

Sumário

Os ápices dos sistemas caulinares da maioria das plantas floríferas têm um tipo de organização túnica-corpo, consistindo em uma ou mais camadas de células periféricas (a túnica) e uma massa interna de células (o corpo). Embora os tecidos primários do caule passem por períodos de crescimento similares àqueles da raiz, o caule não pode ser dividido em regiões de divisão celular, alongamento e maturação do mesmo modo que as raízes. O caule aumenta amplamente em comprimento devido ao alongamento internodal.

Como na raiz, o meristema apical do sistema caulinar dá origem à protoderme, ao meristema fundamental e ao procâmbio, os quais se diferenciam nos tecidos primários. Existem três padrões básicos na estrutura primária dos caules, com relação à distribuição relativa dos tecidos fundamental e vasculares primários: os tecidos primários podem se desenvolver (1) como um cilindro oco mais ou menos contínuo, (2) como um cilindro de cordões isolados ou (3) como um sistema de cordões dispersos ao acaso pelo tecido fundamental. Devido a este tipo de organização, o floema encontra-se comumente em posição externa ao xilema.

Nas dicotiledôneas, a maioria das folhas consiste em lâmina e pecíolo. As lâminas de algumas folhas são divididas em folíolos. Os estômatos são comumente mais numerosos na superfície inferior da folha do que na superior. O tecido fundamental ou mesofilo da folha é especializado como um tecido fotossintetizante e nas mesófitas é diferenciado em parênquima paliçádico e parênquima lacunoso (esponjoso). O mesofilo é completamente permeado por espaços aeríferos e pelas nervuras, as quais são compostas de xilema e de floema circundados pela bainha parenquimática do feixe. O xilema comumente ocorre no lado superior da nervura, enquanto que o floema ocorre no lado inferior.

Na maioria das monocotiledôneas, incluindo as gramíneas, a folha consiste em uma lâmina e uma bainha, a qual circunda o caule. As folhas de gramíneas C_3 e C_4 apresentam diferenças anatômicas. A diferença mais notável é a presença, nas gramíneas C_4, e a ausência, nas gramíneas C_3, da anatomia *Kranz*, ou seja, o padrão no qual as células do mesofilo e as células da bainha encontram-se dispostas em duas camadas concêntricas em torno dos feixes vasculares.

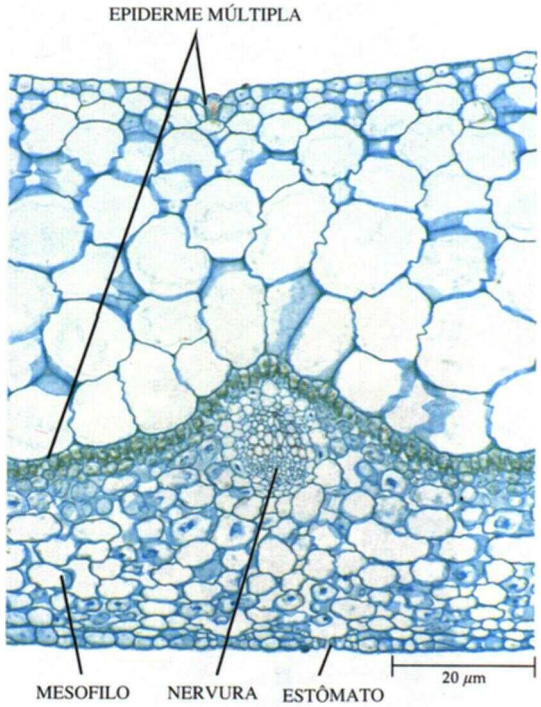
O termo "sistema caulinar" serve não apenas como um termo coletivo para o caule e suas folhas, mas também como uma expressão de sua íntima associação física e de desenvolvimento. As folhas têm sua origem como primórdios foliares na região periférica do ápice caulinar, e sua disposição é refletida no padrão do sistema vascular do caule. A cada nó, um ou mais traços foliares divergem do caule e entram na folha ou folhas daquele nó. Os cordões procambiais, dos quais os traços foliares são formados, desenvolvem-se logo abaixo do primórdio foliar em desenvolvimento e estão, algumas vezes, presentes abaixo dos locais dos futuros primórdios mesmo antes de estes serem discerníveis.

As folhas têm crescimento determinado, ou seja, seu desenvolvimento é de duração relativamente curta. Contudo, os ápices caulinares vegetativos podem apresentar crescimento indeterminado ou não-limitado. Em muitas espécies, as folhas que crescem sob altas intensidades de luz são menores e mais espessas do que aquelas que crescem sob baixas intensidades. As primeiras são denominadas folhas de sol e as últimas, folhas de sombra.

Em muitas plantas, a abscisão foliar é precedida pela formação de uma zona de abscisão na base do pecíolo.

A mudança no arranjo dos tecidos vascular e fundamental encontrados na raiz para aqueles encontrados no caule ocorre numa região do eixo do embrião e da plântula denominada de região de transição.

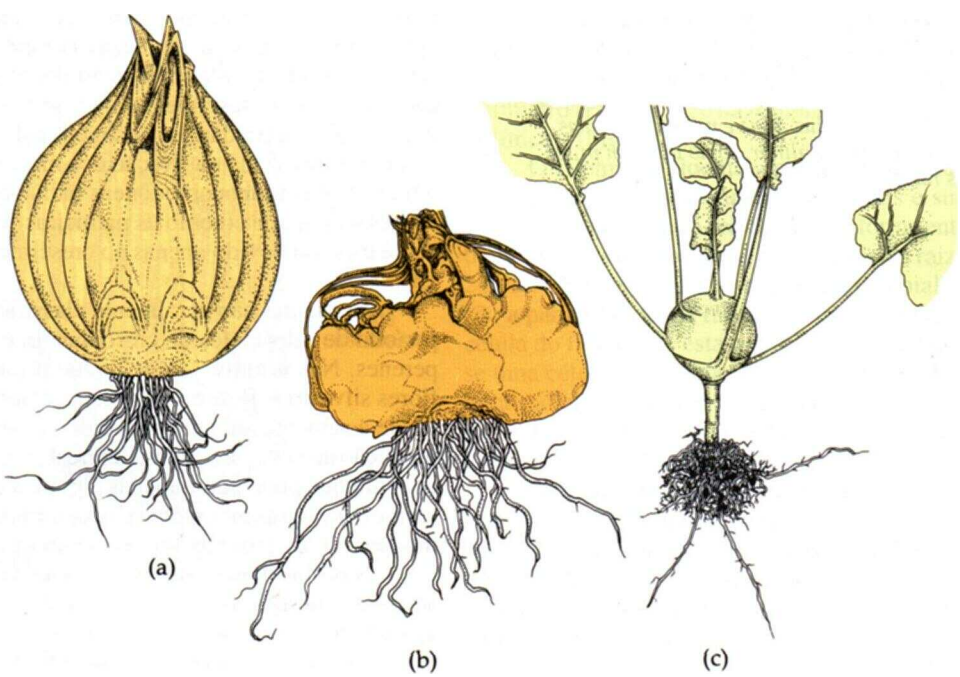
23.40
Batata inglesa (Solanum tuberosum) *com tubérculos ligados a um rizoma ou caule subterrâneo.*



23.42
Secção transversal da lâmina foliar de Peperomia. *A epiderme múltipla muito espessa, visível na superfície superior, presumivelmente funciona como um tecido de armazenagem de água.*

Na floração, em muitas espécies o ápice vegetativo é diretamente transformado em um ápice reprodutivo.

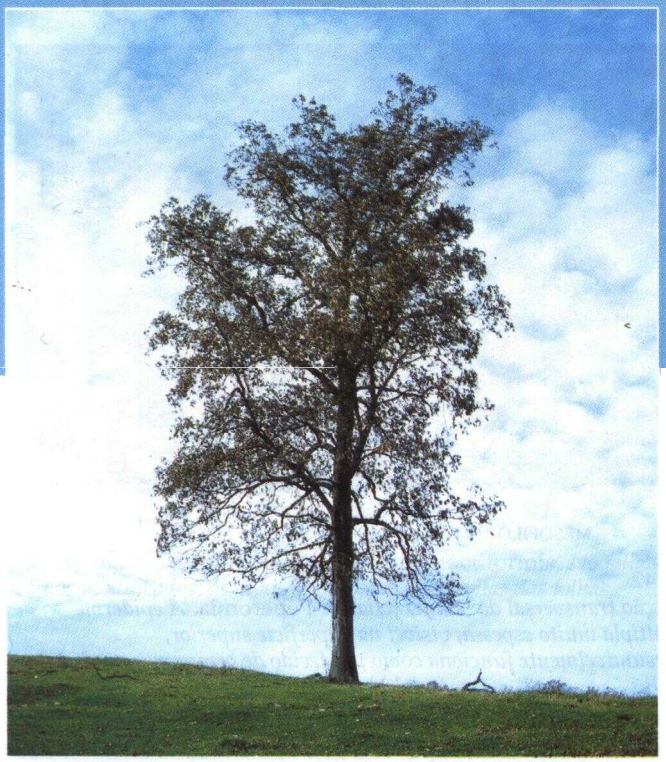
Caules, assim como raízes, podem apresentar funções de reserva. Exemplos de caules com reserva são os tubérculos, os bulbos e os cormos. Plantas que armazenam água são conhecidas como suculentas. O tecido das plantas suculentas que armazena água é constituído por células de parênquima grandes. Caules ou folhas, ou ambos, podem ser suculentos.



23.41
Exemplos de folhas ou caules modificados. (a) *Um bulbo de cebola* (Allium cepa), *o qual consiste em um caule cônico com folhas escamiformes, armazenadoras de alimentos. As folhas são a parte da cebola que nós comemos.* (b) *Um cormo de um gladíolo* (Gladiolus grandiflorus), *que é um caule carnoso com pequenas e delgadas folhas.* (c) *O caule de reserva suculento da couve-rábano* (Brassica oleracea *var.* caulocarpa).

CAPÍTULO 24

Crescimento Secundário em Caules



24.1
Uma hicória (Carya ovata) *solitária em condições de verão. As plantas têm sido capazes de atingir grandes alturas devido à capacidade de suas raízes e caules em aumentar a circunferência, ou seja, de possuir crescimento secundário. A maior parte dos tecidos produzidos desta maneira constitui-se de xilema secundário ou madeira, que não somente conduz água e minerais para as partes mais distantes do sistema caulinar, como também provê grande resistência às raízes e caules.*

Em várias plantas (como a maioria das monocotiledôneas e certas dicotiledôneas herbáceas como *Ranunculus*), o crescimento em determinadas partes do corpo da planta cessa com a maturação dos tecidos primários. Entretanto, nas gimnospermas e dicotiledôneas arbóreas, a raiz e o caule continuam a crescer em espessura em regiões onde não ocorre mais alongamento (Fig. 24.1). Este aumento em espessura, ou circunferência, do corpo da planta — denominado crescimento secundário — resulta da atividade de dois **meristemas laterais:** o **câmbio vascular** e o **câmbio da casca.**

Ervas, ou herbáceas, são plantas com sistema caulinar que sofrem pouco ou nenhum crescimento secundário. Em regiões temperadas, os sistemas caulinares, ou a planta inteira, vivem apenas uma estação, dependendo da espécie. Plantas lenhosas — árvores e arbustos — podem viver por muitos anos. No início de cada período de crescimento, o crescimento primário é retomado, e tecidos secundários são adicionados às partes mais velhas da planta através da reativação dos meristemas laterais. Embora a maioria das monocotiledôneas não apresente crescimento secundário, algumas (como as palmeiras) podem desenvolver um caule espesso devido apenas ao crescimento primário (ver Cap. 23).

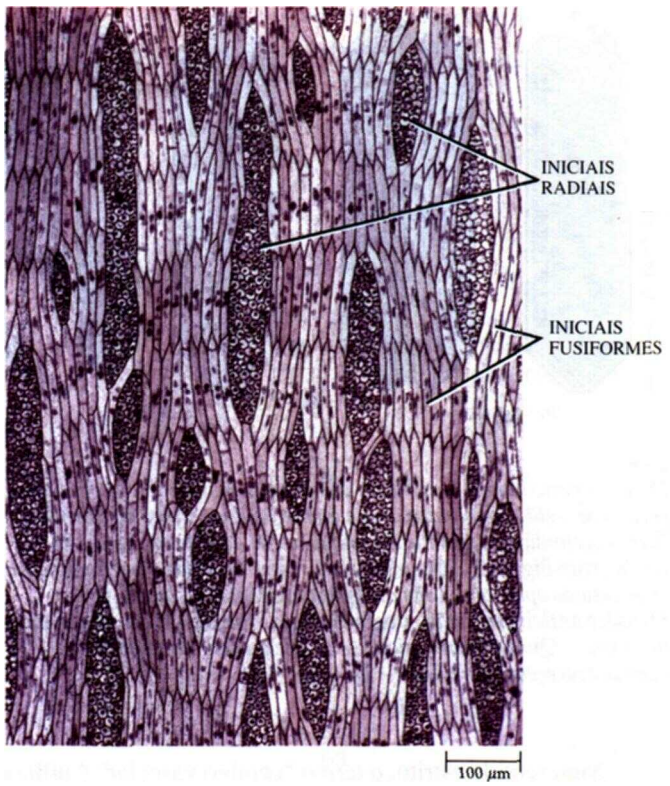
As plantas são geralmente classificadas, de acordo com o período de seus ciclos de crescimento, em: anuais, bianuais ou perenes. Nas **anuais** — que incluem muitas plantas daninhas, flores silvestres, flores ornamentais e hortaliças — o ciclo total, desde a semente até a planta adulta, e desta até a florescência e produção de novas sementes, ocorre dentro de um período de crescimento que pode durar apenas algumas semanas. Apenas as sementes que apresentam dormência ultrapassam o intervalo entre um período de crescimento e o seguinte.

Nas **bianuais** são necessários dois períodos para a fase que se estende desde a germinação da semente até a formação de novas sementes. O primeiro período de crescimento resulta na formação da raiz, um pequeno caule e folhas em roseta, próximo à superfície do solo. No segundo período de crescimento ocorre a floração, frutificação, formação de sementes e morte da planta, completando seu ciclo de vida. Em regiões temperadas, as anuais e bianuais raramente tornam-se lenhosas, embora seus caules e suas raízes possam sofrer um limitado crescimento secundário.

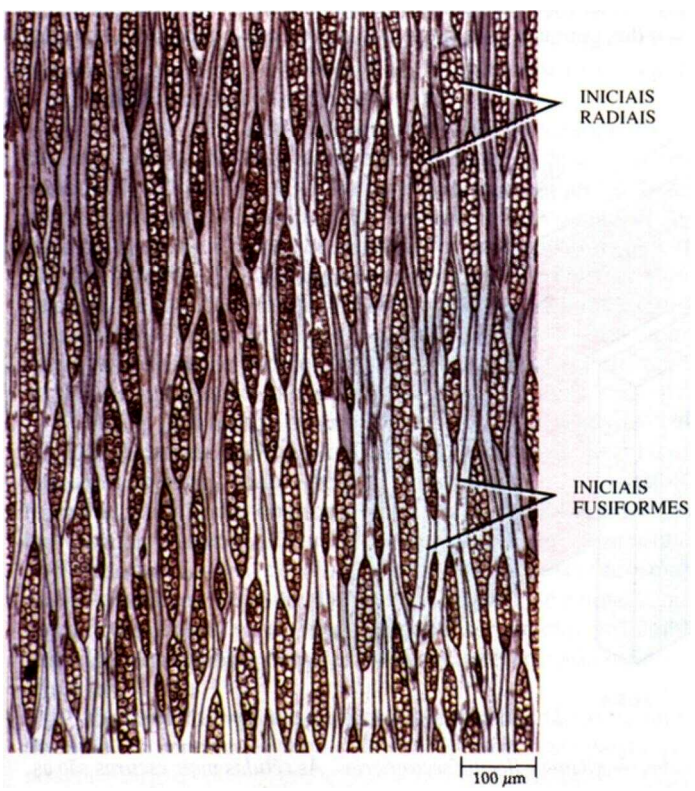
As **perenes** são plantas onde a estrutura vegetativa vive ano após ano. As herbáceas perenes atravessam os períodos desfavoráveis sob a forma de órgãos subterrâneos dormentes, como raízes, rizomas, bulbos ou tubérculos. As lenhosas perenes, que incluem as lianas, arbustos e árvores, sobrevivem acima do solo, mas geralmente cessam o crescimento durante os períodos desfavoráveis. As arbóreas perenes somente florescem quando se tornam adultas, o que pode levar vários anos. *Aesculus hippocastanum,* por exemplo, não floresce antes de atingir 25 anos de idade. *Puya raimondii,* uma espécie alta (mais de 10 m de altura) relacionada ao abacaxi que é encontrada nos Andes, leva aproximadamente 150 anos para florescer. Muitas lenhosas são decíduas, perdem todas as suas folhas ao mesmo tempo e desenvolvem novas, a partir de gemas, quando a estação se torna novamente favorável ao crescimento. Nas árvores e arbustos sempre verdes as folhas também são perdidas e substituídas, mas não todas ao mesmo tempo.

O Câmbio Vascular

Ao contrário das iniciais poligonais dos meristemas apicais, que contêm citoplasma denso e núcleo grande, as células meristemáticas do câmbio vascular são altamente vacuolizadas. Podem ser de dois tipos: **iniciais fusiformes,** verticalmente alongadas, e **iniciais radiais,** horizontalmente alongadas ou quadradas. As iniciais fusiformes são mais longas do que largas e aparecem achatadas ou em forma de tijolo em secção transversal. No pinus, *Pinus strobus,* as iniciais fusiformes apresentam em média 3,2 milímetros de comprimento; na macieira, *Malus sylvestris,* 0,53 milímetro (Fig. 24.2); e na robinia, *Robinia pseudo-acacia,* 0,17 milímetro (Fig. 24.3).



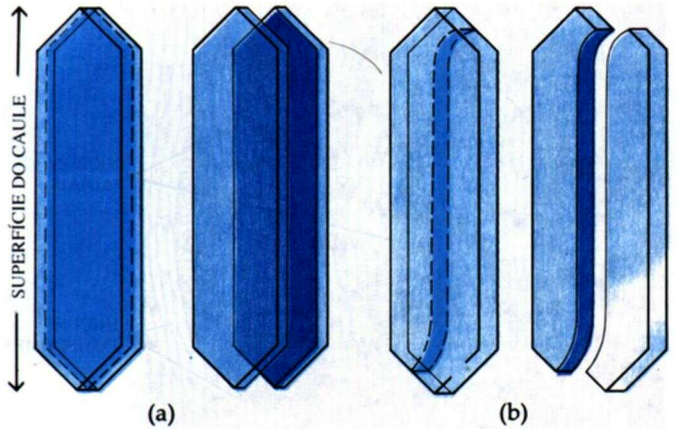
24.3
*Câmbio vascular da árvore da robinia (*Robinia pseudo-acacia*), visto aqui em corte tangencial. Um câmbio como este, onde as iniciais fusiformes estão arranjadas em estratos horizontais na superfície tangencial, é denominado estratificado.*



24.2
*Corte tangencial de uma porção do câmbio vascular da macieira (*Malus sylvestris*). As secções tangenciais são cortadas, formando um ângulo reto com os raios; assim, observamos aqui os raios em corte transversal. Um câmbio como este, onde as iniciais fusiformes não estão arranjadas em estratos horizontais na superfície tangencial, é denominado de não-estratificado.*

O xilema e o floema secundários são formados a partir de divisões periclinais das iniciais cambiais e suas derivadas. Em outras palavras, a placa celular, que se forma entre as iniciais cambiais em divisão, é paralela à superfície da raiz ou do caule (Fig. 24.4a). Se a derivada de uma inicial cambial se divide em direção à parte externa da raiz ou do caule, esta pode tornar-se uma célula do floema; se esta se divide em direção ao interior, torna-se uma célula do xilema. Deste modo, uma longa e contínua fileira radial, ou camada, de células é formada, estendendo-se a partir das iniciais cambiais para fora, em direção ao floema, e para dentro, em direção ao xilema (Fig. 24.5).

As células do xilema e do floema produzidas pelas iniciais fusiformes possuem seu maior eixo orientado verticalmente, formando o que se denomina de **sistema axial** dos tecidos vasculares secundários. As iniciais radiais produzem **células de raio** orientadas horizontalmente, que formam os **raios vasculares** ou **sistema radial** (Fig. 24.5). Os raios são compostos em grande parte por células parenquimáticas, sendo variáveis em tamanho. Os raios vasculares servem de passagem para o movimento de substâncias nutritivas do floema secundário para o xilema secundário e de água do xilema secundário para o floema secundário. Também funcionam como centros de armazenamento de substâncias como amido, proteínas e lipídios.

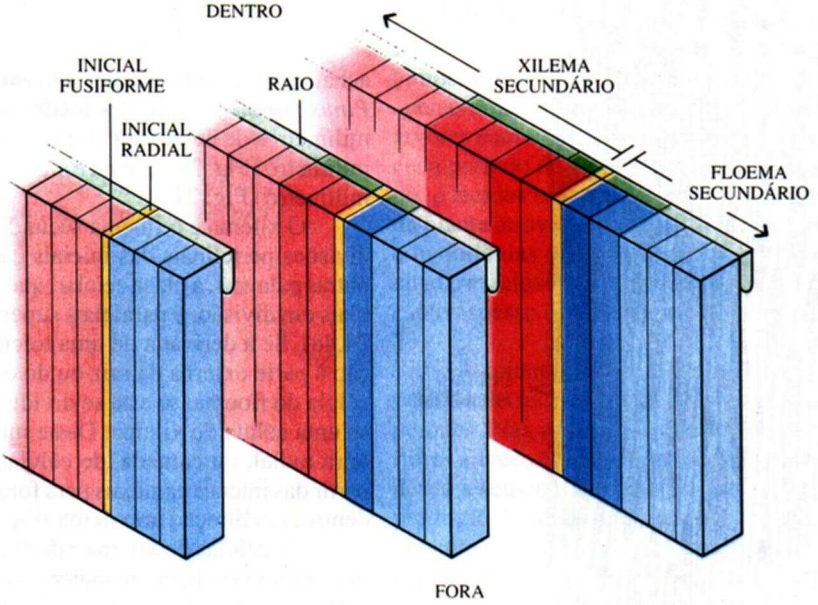


24.4
Divisões periclinais e anticlinais das iniciais fusiformes. (a) *Divisões periclinais estão envolvidas com a formação das células do xilema e floema secundários, resultando na formação de fileiras radiais de células (ver Fig. 24.5). Quando uma inicial se divide periclinalmente, duas células aparecem, uma atrás (ou na frente) da outra.* (b) *Divisões anticlinais estão envolvidas com a multiplicação das iniciais fusiformes. Quando uma inicial se divide anticlinalmente, duas células aparecem lado a lado.*

Num sentido estrito, o termo "câmbio vascular" é utilizado somente para se referir às iniciais cambiais, das quais há uma por fileira radial. Entretanto, é muitas vezes difícil, ou impossível, distinguir entre as iniciais e suas derivadas imediatas, que podem permanecer meristemáticas por um considerável intervalo de tempo. Mesmo nas condições de inverno, quando o câmbio está dormente ou inativo, muitas fileiras de células indiferenciadas, similares entre si, podem ser observadas entre o xilema e o floema. Conseqüentemente, alguns botânicos utilizam o termo "câmbio vascular" num sentido mais amplo, referindo-se tanto às iniciais quanto às suas derivadas imediatas, que são indistinguíveis entre si. Outros denominam esta região, de iniciais e derivadas, como **zona cambial.**

À medida que o câmbio vascular adiciona células ao xilema secundário e este aumenta em largura, o câmbio é deslocado para fora. Para acomodar esta mudança, o câmbio vascular sofre um aumento em circunferência, devido às divisões anticlinais das iniciais (Fig. 24.4b). Juntamente com o aumento do número das iniciais fusiformes, novas iniciais radiais e raios são acrescentados, de modo que uma quantidade razoavelmente constante de raios e células fusiformes é mantida nos tecidos vasculares secundários. Obviamente as alterações, relacionadas ao desenvolvimento, que ocorrem no câmbio são extremamente mais complexas.

Em regiões temperadas, o câmbio vascular entra em dormência durante o inverno, sendo reativado na primavera. Durante a reativação, as células cambiais absorvem água, expandem-se radialmente e começam a sofrer divisões periclinais. Durante a expansão, as paredes radiais das células cambiais tornam-se delgadas e, como conseqüência, a casca (todos os tecidos que se situam externamente ao câmbio vascular) pode ser facilmente desprendida ou "descascada" do caule. Novas camadas de xilema e floema secundários são formadas durante o período de crescimento. A reativação do câmbio vascular é desencadeada pela expansão das gemas e pela retomada de seu crescimento. O hormônio



24.5
Diagrama mostrando a relação do câmbio vascular com seus tecidos derivados — xilema e floema secundários. As células mais escuras são as derivadas mais recentes. O câmbio vascular é composto por dois tipos de células — iniciais fusiformes e iniciais radiais — que dão origem ao sistema axial e radial, respectivamente, dos tecidos vasculares secundários. As iniciais cambiais quando se dividem periclinalmente produzem xilema e floema secundários. Com a divisão de uma inicial, uma célula-filha (a inicial) continua meristemática e a outra (a derivada da inicial) pode formar uma ou mais células do tecido vascular. As células produzidas em direção à superfície interna do câmbio vascular formam os elementos do xilema, e aquelas produzidas em direção à superfície externa formam os elementos do floema. As iniciais radiais se dividem para formar os raios vasculares, que formam um ângulo reto com as derivadas das iniciais fusiformes. Com a produção de xilema secundário adicional, o câmbio vascular e o floema secundário são deslocados para fora. Os diagramas (da esquerda para a direita) representam sucessivamente os estágios de maturação.

auxina, produzido pelo ápice caulinar em desenvolvimento, move-se para as porções inferiores do caule, estimulando a retomada da atividade cambial. Outros fatores também estão envolvidos na reativação do câmbio e na continuidade de seu crescimento normal (ver Cap. 25).

Efeito do Crescimento Secundário no Corpo Primário do Caule

Como mencionado no Cap. 23, o câmbio vascular do caule origina-se a partir do procâmbio, que permanece indiferenciado entre o xilema e o floema primários, assim como também do parênquima das regiões interfasciculares. A porção do câmbio que se origina dentro dos feixes vasculares é denominada **câmbio fascicular,** e aquela que se origina nas regiões interfasci-culares, ou raios medulares, é denominada **câmbio interfascicular**. O câmbio vascular do caule, ao contrário daquele da raiz, possui contorno essencialmente circular desde o início de sua for-mação (Fig. 24.6).

Nos caules lenhosos, a produção de xilema e floema secundários resulta na formação de um cilindro de tecidos vasculares secundários, onde os raios se estendem radialmente através do cilindro (Fig. 24.6.) De modo geral, é produzido no caule muito mais xilema secundário do que floema secundário, em qualquer época de vida da planta; esta situação também é verdadeira para a raiz. Como na raiz com crescimento secundário, o floema primário é empurrado em direção ao exterior, e suas células de paredes delgadas são destruídas. Somente as fibras floemáticas primárias, com paredes espessas, se presentes, permanecem intactas (Fig. 24.8). Ver Cap. 22, para uma discussão do crescimento secundário em raízes.

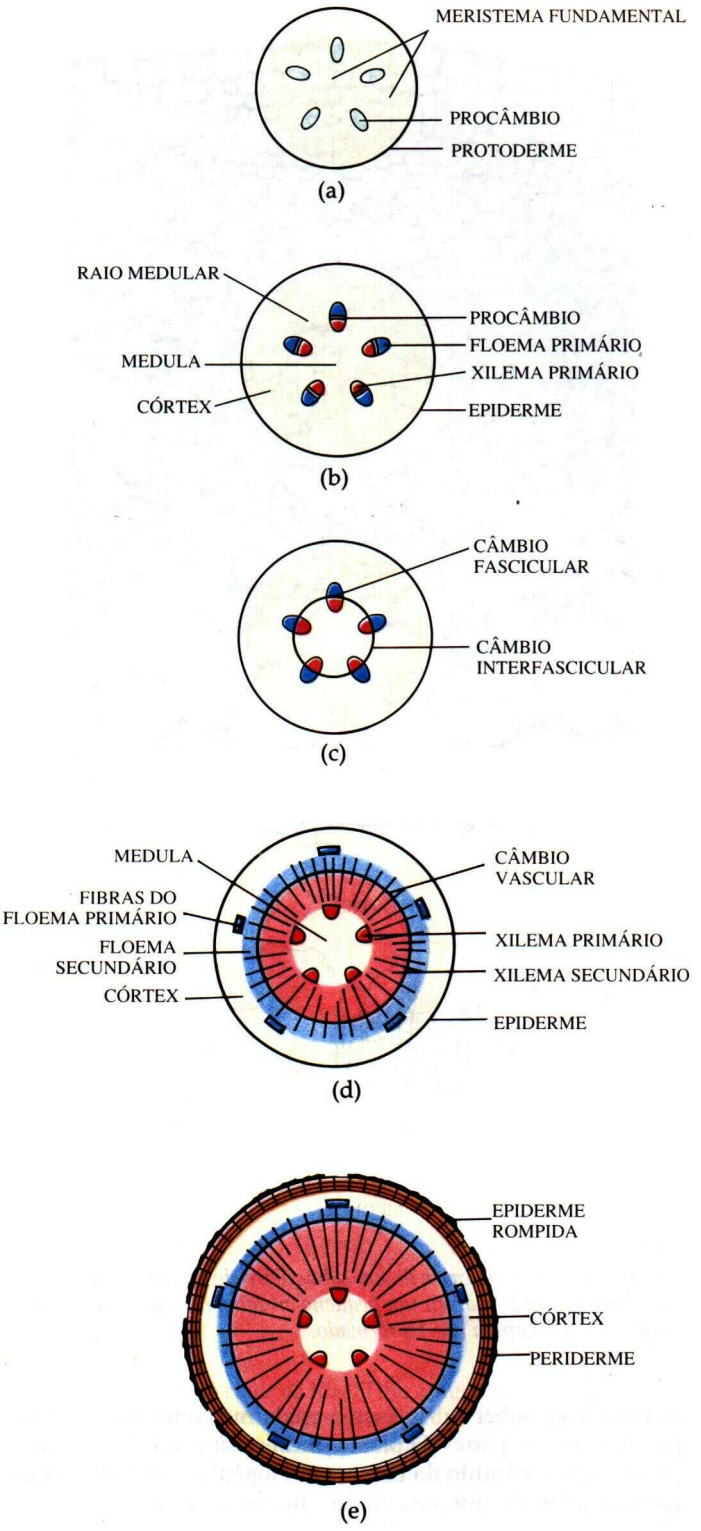
As Figs. 24.7 e 24.8 mostram o caule de sabugueiro-do-canadá (*Sambucus canadensis*) em dois estágios de crescimento secundário. (Ver Cap. 23 para uma descrição do crescimento primário do caule de *Sambucus.*) Somente uma pequena quantidade de xilema e floema secundários foi produzida no caule da Fig. 24.7. A Fig. 24.8 mostra um caule ao final do primeiro ano de crescimento. Observe que foi formada uma quantidade consideravelmente maior de xilema secundário do que floema secundário. As células de paredes espessas, localizadas externamente ao floema secundário, são as fibras floemáticas primárias.

A Fig. 24.9 mostra o caule com um, dois e três anos de idade de tília (*Tilia americana*). No Cap. 23, o caule de *Tilia* foi dado como um exemplo, onde os tecidos primários distribuem-se sob a forma de um cilindro contínuo; portanto, a maior parte do câmbio vascular do caule de *Tilia* é de origem fascicular. Alguns raios do floema secundário de *Tilia* tornam-se dilatados conforme o caule aumenta em circunferência (Fig. 24.9a). Este é um dos modos através do qual os tecidos situados externamente ao câmbio vascular acompanham o aumento em circunferência do tecido xilemático.

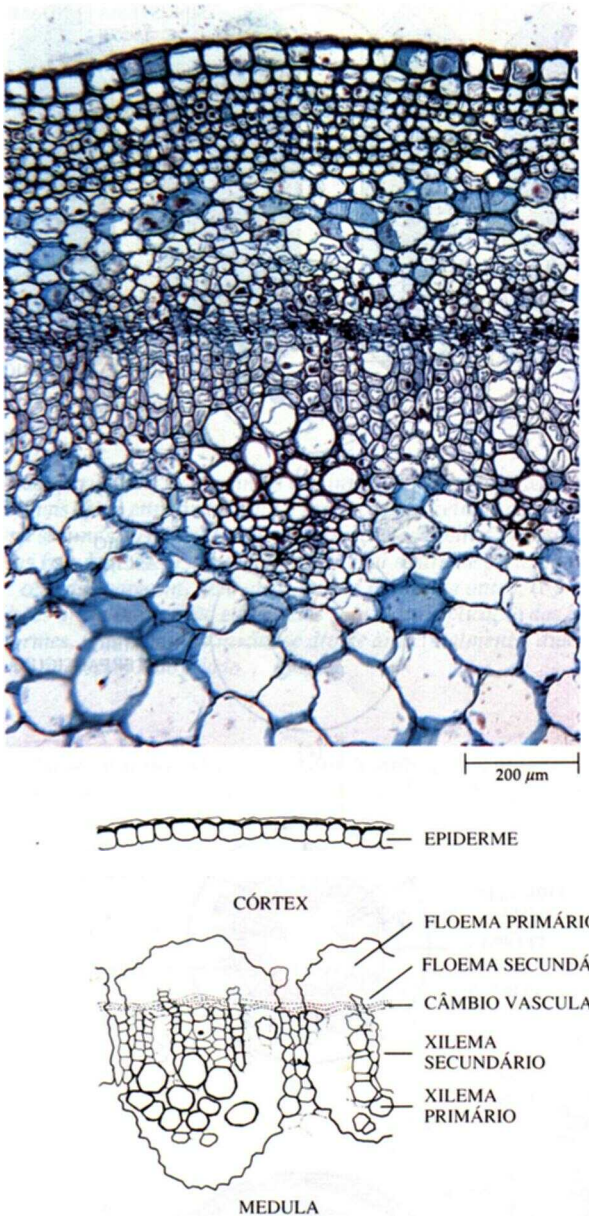
Os câmbios vasculares e os tecidos secundários da raiz e do caule são contínuos entre si. Não há região de transição no corpo secundário da planta, como ocorre no corpo primário (ver Cap. 23).

A PERIDERME

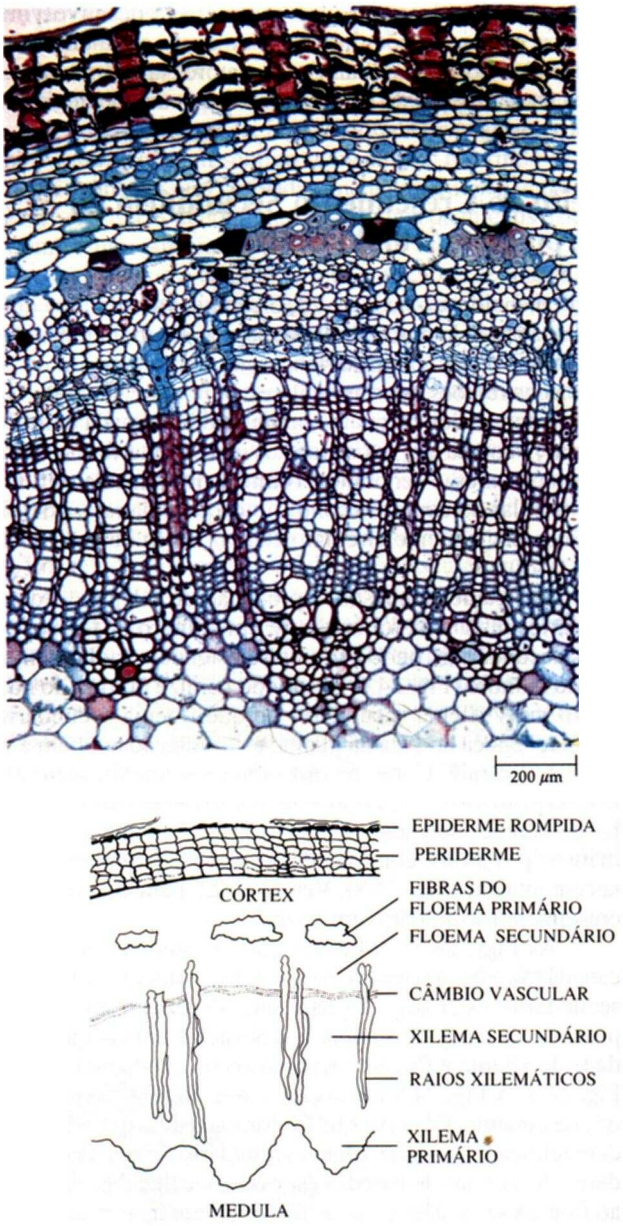
Na maioria dos caules lenhosos, assim como na maioria das raízes lenhosas, a formação do súber usualmente ocorre em seguida ao início da formação do xilema e floema secundários, e



24.6
Desenvolvimento do caule em uma dicotiledônea lenhosa. (a) *Estágio inicial do desenvolvimento primário, evidenciando os meristemas primários.* (b) *Crescimento primário completo.* (c) *Origem do câmbio vascular.* (d) *Após a formação de uma certa quantidade de xilema e floema secundários.* (e) *Ao final do primeiro ano de crescimento, mostrando os efeitos do crescimento secundário — incluindo a formação da periderme — no corpo primário da planta. Em* (d) *e* (e) *as linhas radiais representam os raios. (Compare com o desenvolvimento da raiz, esquematizado na Fig. 22.16.)*



24.7
*Secção transversal do caule de um sabugueiro-do-canadá (*Sambucus canadensis*), onde ocorreu um pequeno crescimento secundário. O câmbio da casca ainda não foi formado.*



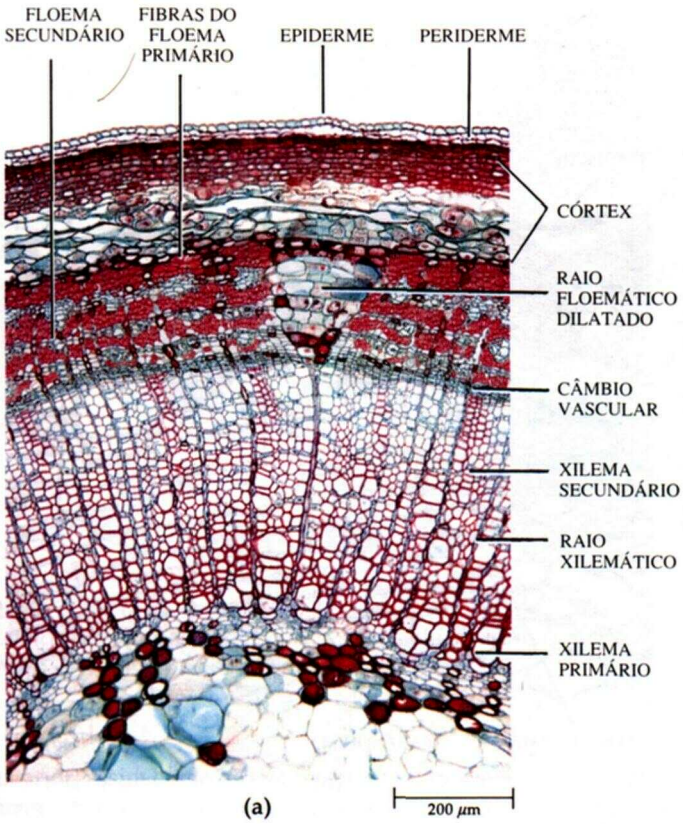
24.8
*Secção transversal do caule de um sabugueiro-do-canadá (*Sambucus canadensis*), ao final do primeiro ano de crescimento.*

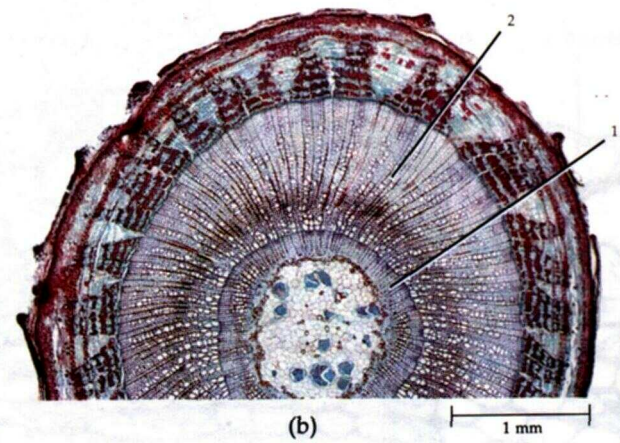
os tecidos do súber substituem a epiderme como uma camada protetora nestas partes da planta. **Súber,** ou felema, é formado para fora pelo **câmbio da casca,** ou felogênio, que pode formar também a **feloderma** para dentro. Juntos, estes três tecidos — súber, câmbio da casca e feloderma — formam a **periderme** (Fig. 24.10).

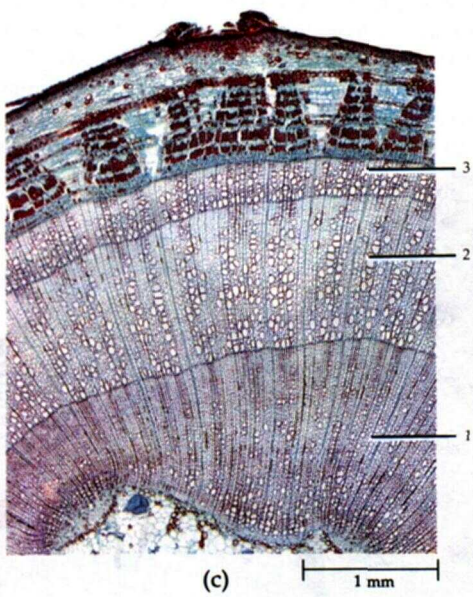
No caule da maioria das dicotiledôneas e gimnospermas a primeira periderme geralmente aparece durante o primeiro ano de crescimento, originando-se geralmente a partir de uma fileira de células corticais, que se situam logo abaixo da epiderme, embora, em muitas espécies, origine-se na epiderme.

Sucessivas divisões do câmbio da casca resultam na formação de fileiras radiais de células compactadamente arranjadas, muitas das quais correspondendo às células do súber (Figs. 24.10 e 24.11). Durante a diferenciação das células do súber, a superfície da parede interna é recoberta por lamelas de suberina, que consistem em camadas alternadas de suberina e cera, tornando o tecido altamente impermeável à água e gases. As paredes das células do súber podem também tornar-se lignificadas. Na maturidade, as células do súber estão mortas.

As células da feloderma são vivas na maturidade, não apresentando lamelas de suberina, assemelhando-se às células do parênquima cortical. As células da feloderma podem ser distinguidas, das células corticais, pela sua posição mais interna nas fileiras radiais das células peridérmicas (Fig. 24.11). Como a primeira periderme do caule origina-se, usualmente, na fileira mais externa das células corticais, o córtex do caule não é eliminado durante o primeiro ano, como o é nas raízes lenhosas (Figs.







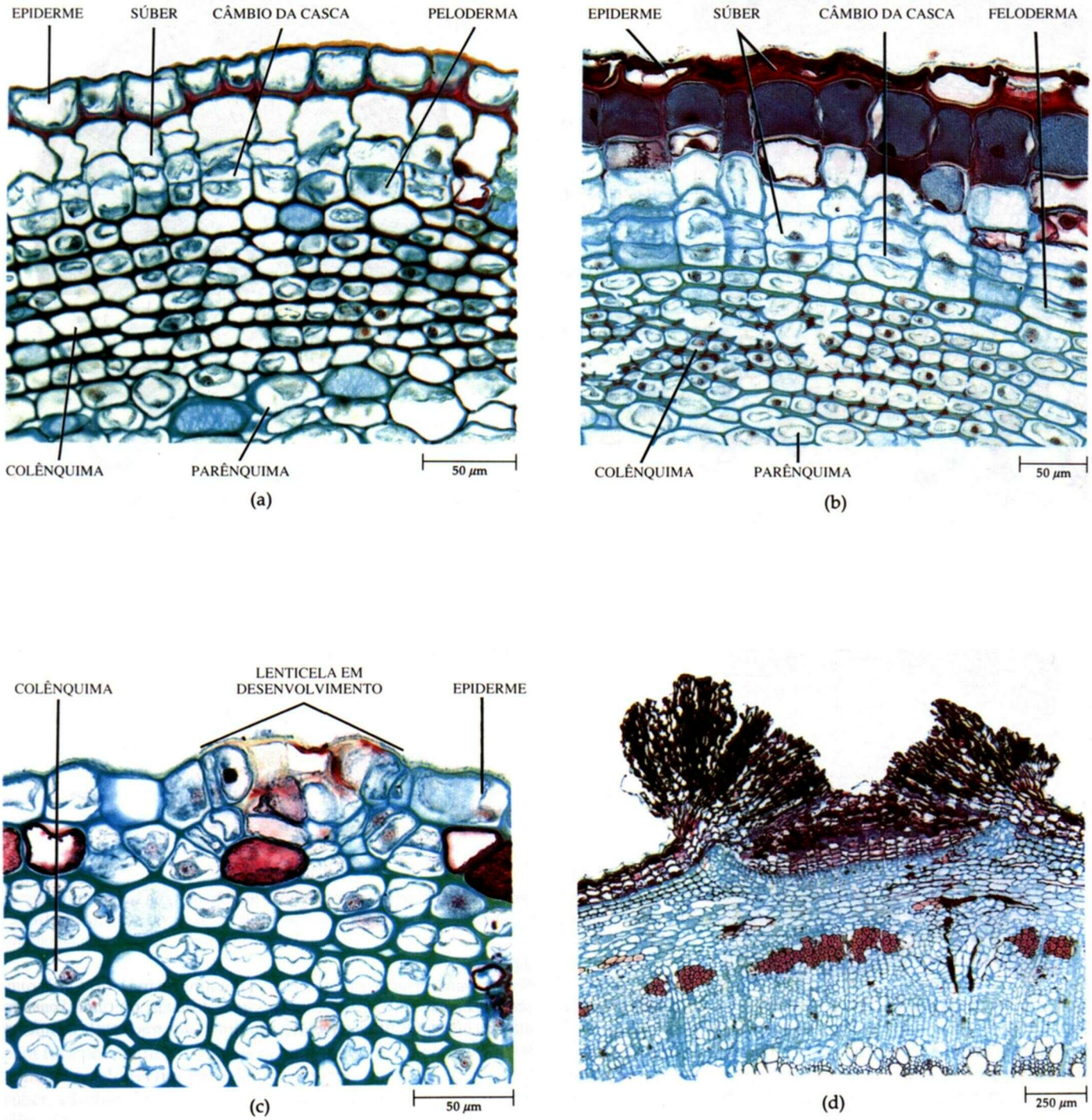
24.9
*Secção transversal do caule de tília (*Tilia americana*).* (a) *Caule com um ano de idade.* (b) *Caule com dois anos de idade.* (c) *Caule com três anos de idade. Os números indicam os anéis de crescimento do xilema secundário.*

24.6 e 24.8; compare com as Figs. 22.16 e 22.17c), embora a epiderme seque e seja eliminada.

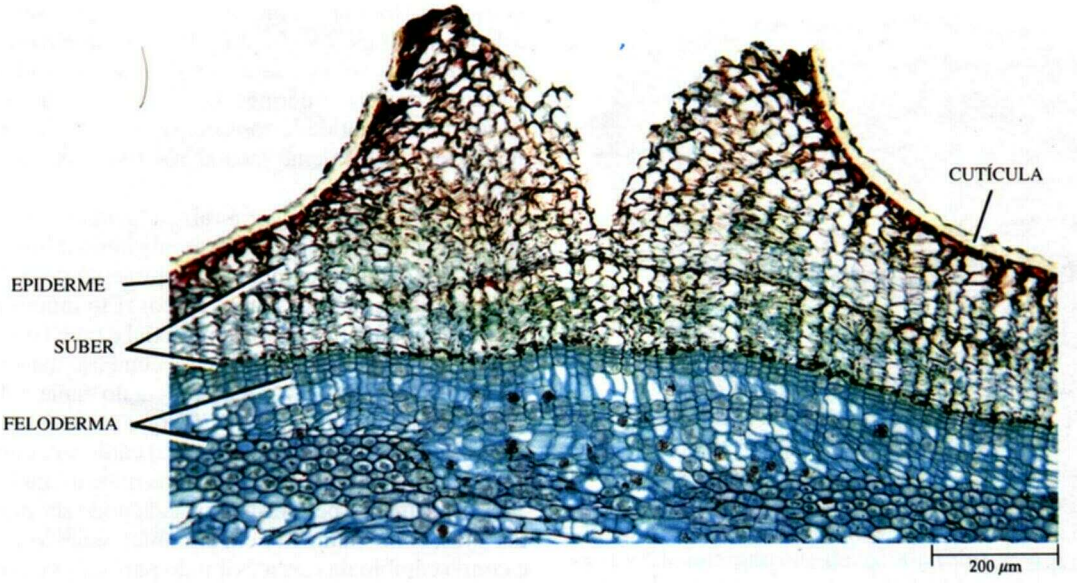
Ao final do primeiro ano de crescimento, os seguintes tecidos estão presentes no caule: restos da epiderme, periderme, córtex, floema primário (fibras e células de paredes delgadas colapsadas), floema secundário, câmbio vascular, xilema secundário, xilema primário e medula (Fig. 24.6).

AS LENTICELAS

Na discussão anterior foi mencionado que as células do súber são arranjadas de maneira compacta e, como um tecido, formam uma barreira impermeável à água e gases. Entretanto, os tecidos situados no interior do caule, da mesma forma como todos os tecidos metabolicamente ativos, necessitam da troca de gases com o



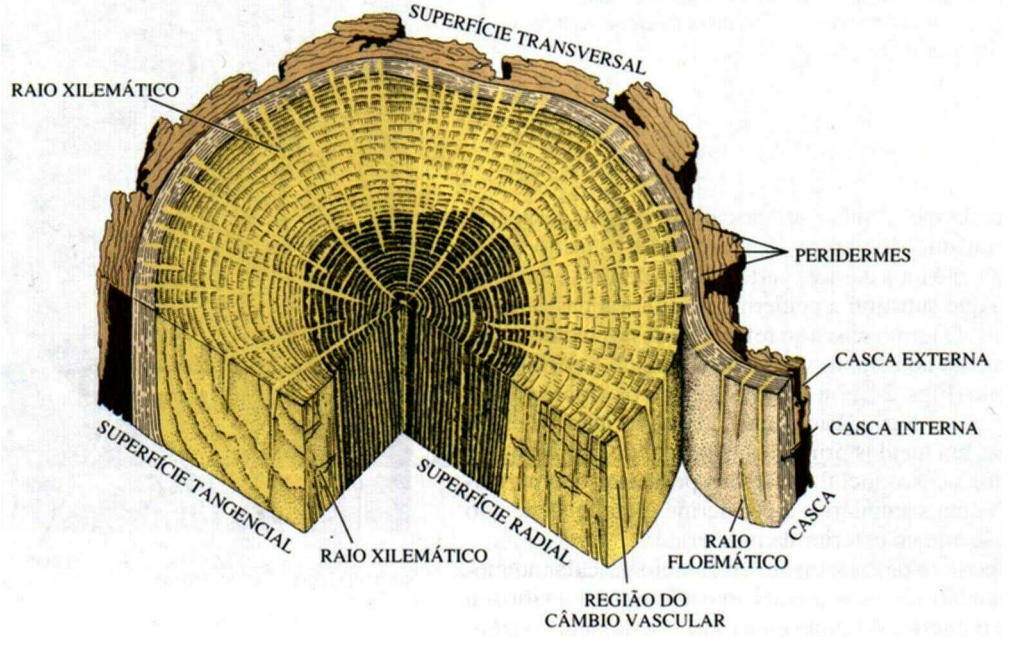
24.10
*Alguns estágios de desenvolvimento da periderme e desenvolvimento de lenticela no sabugueiro-do-canadá (*Sambucus canadensis*), em secção transversal.* (a) *Periderme recém-formada abaixo da epiderme; colênquima e parênquima cortical.* (b) *Periderme num estágio mais avançado de desenvolvimento.* (c) *Início de formação da lenticela; colênquima cortical abaixo da lenticela em desenvolvimento.* (d) *Lenticela bem desenvolvida. A feloderma de* Sambucus *geralmente se constitui de uma única fileira de células.*



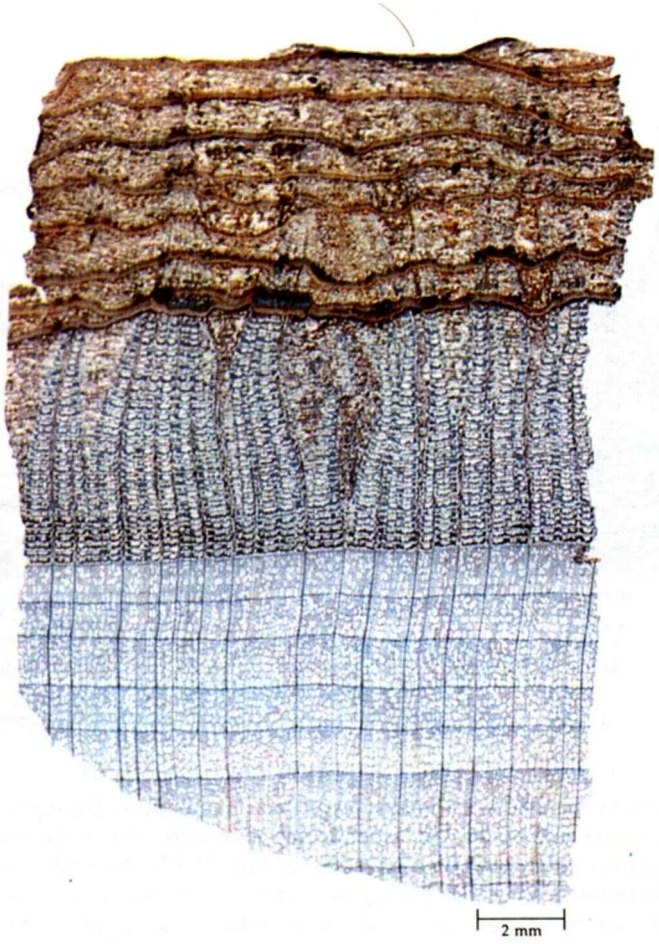
24.11
*Lenticela do caule de aristolóquia (*Aristolochia*) em secção transversal. Ao contrário de* Sambucus, *a feloderma de* Aristolochia *consiste em várias camadas de células.*

exterior, assim como os tecidos internos das raízes também efetuam a troca de gases com o ar existente nos espaços entre as partículas do solo. Em caules e raízes que possuem periderme, essa troca necessária de gases é realizada através das **lenticelas** (Figs. 24.10c, d e 24.11) — porções da periderme que apresentam numerosos espaços intercelulares.

As lenticelas começam a se formar durante o desenvolvimento da primeira periderme (ver Fig. 24.10) e, no caule, geralmente surgem abaixo dos estômatos ou grupos de estômatos. Na superfície do caule ou da raiz, as lenticelas aparecem como uma elevação circular, oval ou alongada (ver Fig. 24.17). As lenticelas são também formadas em algumas frutas — as pequenas manchas na superfície da maçã e da pêra são lenticelas. Com o envelhecimento das raízes e caules, as lenticelas continuam a se desenvolver, logo abaixo de fendas da casca, em peridermes recém-formadas.



24.12
*Diagrama de uma porção de caule de carvalho-vermelho (*Quercus rubra*), mostrando as superfícies transversal, tangencial e radial. A área escura no centro é o cerne. A área mais clara do lenho é o alburno.*



24.13
*Secção transversal da casca e de uma parte do xilema de um caule velho de tília (*Tilia americana*). Várias peridermes podem ser observadas atravessando a região de coloração castanha da casca externa, na terceira porção superior da secção. Abaixo da casca externa está a casca interna, que é claramente diferenciada em aparência da região do xilema, com coloração mais clara, situado na terceira porção inferior da secção.*

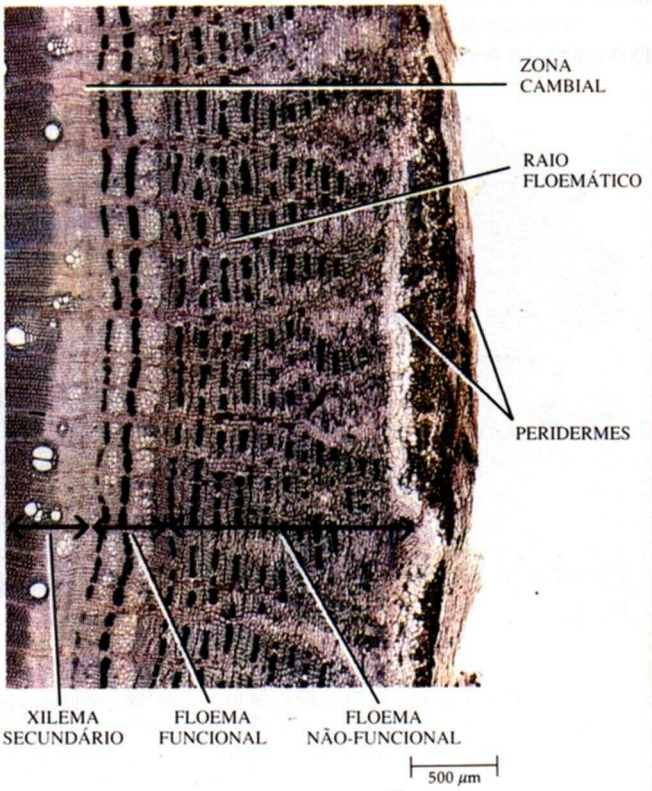
A CASCA

Os termos "periderme", "súber" e "casca" são sempre desnecessariamente confundidos entre si. Como já discutido anteriormente, o súber é uma das três partes da periderme; é um tecido secundário que substitui a epiderme na maioria das raízes e caules lenhosos. O termo **casca** se refere a todos os tecidos situados externamente ao câmbio vascular, incluindo a periderme, quando presente (Figs. 24.12 e 24.13). Quando o câmbio vascular surge, e o floema secundário ainda não está formado, a casca consiste apenas em tecidos primários. Ao final do primeiro ano de crescimento, a casca inclui os tecidos primários que permaneceram, o floema secundário, a periderme e qualquer tecido morto remanescente no exterior da periderme.

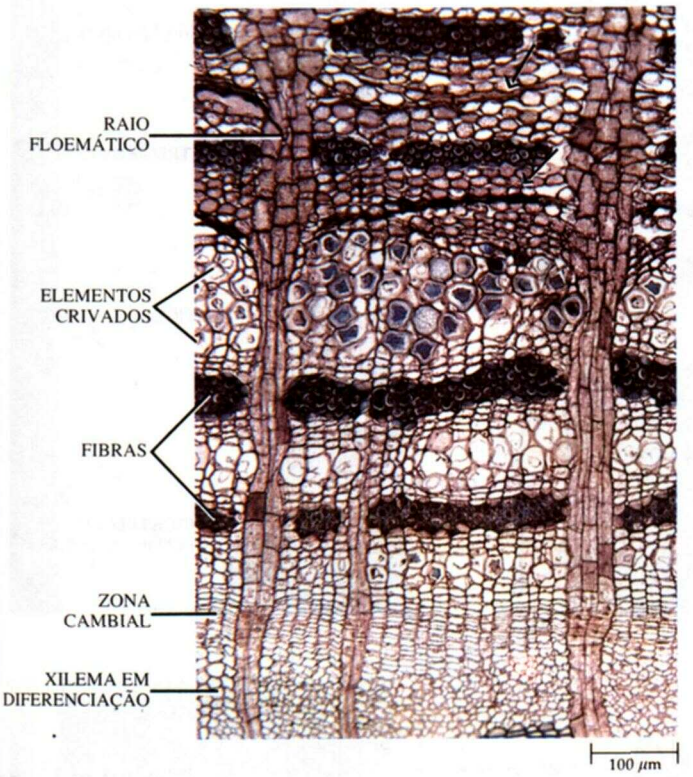
A cada período de crescimento, o câmbio vascular adiciona floema secundário à casca, assim como xilema secundário, ou madeira, para o interior do caule ou da raiz. Geralmente o câmbio vascular produz menos floema secundário do que xilema secundário. E, somando-se a isto, as células de paredes delgadas (elementos crivados e vários tipos de elementos parenquimáticos), do floema secundário mais velho, são normalmente colapsadas (Figs. 24.14 até 24.16). Eventualmente o floema secundário mais velho é separado do restante do floema pela formação de novas peridermes. Deste modo, acumula-se no caule e na raiz uma quantidade consideravelmente menor de floema secundário do que xilema secundário, que continua sendo acumulado ano após ano.

Conforme o caule e a raiz aumentam em circunferência, uma pressão considerável é exercida nos tecidos mais velhos da casca. Em algumas plantas, o rompimento destes tecidos gera a formação de grandes espaços aéreos. Em muitas plantas, as células parenquimáticas do sistema axial e radial dividem-se e alargam-se; desta maneira, o floema secundário mais velho mantém-se, com o aumento de circunferência do caule e da raiz. Foi observado anteriormente, em *Tilia,* que certos raios do caule tornam-se muito alargados conforme o caule aumenta em circunferência; estes raios são denominados raios dilatados (Fig. 24.9a).

A primeira periderme formada pode ser mantida por muitos anos, com o aumento em circunferência do caule ou da raiz, e com o câmbio da casca exibindo períodos de atividade e inatividade, que podem ou não corresponder aos períodos de atividade do câmbio vascular. Nas árvores de macieira (*Malus sylvestris*) e pereira (*Pyrus communis*), o primeiro câmbio da casca pode manter-se ativo por mais de 20 anos. Na maioria das raízes e caules lenhosos, peridermes adicionais são formadas conforme o eixo da planta vai aumentando em circunferência. Após a formação da primeira periderme, peridermes subseqüentes originam-se em porções mais internas da casca (Figs. 24.12 e 24.13), a partir das células do parênquima floemático, que não apresentam qual-



24.14
*Secção transversal da casca de robinia (*Robinia pseudo-acacia*), que consiste, em sua maior parte, em floema não-funcional.*

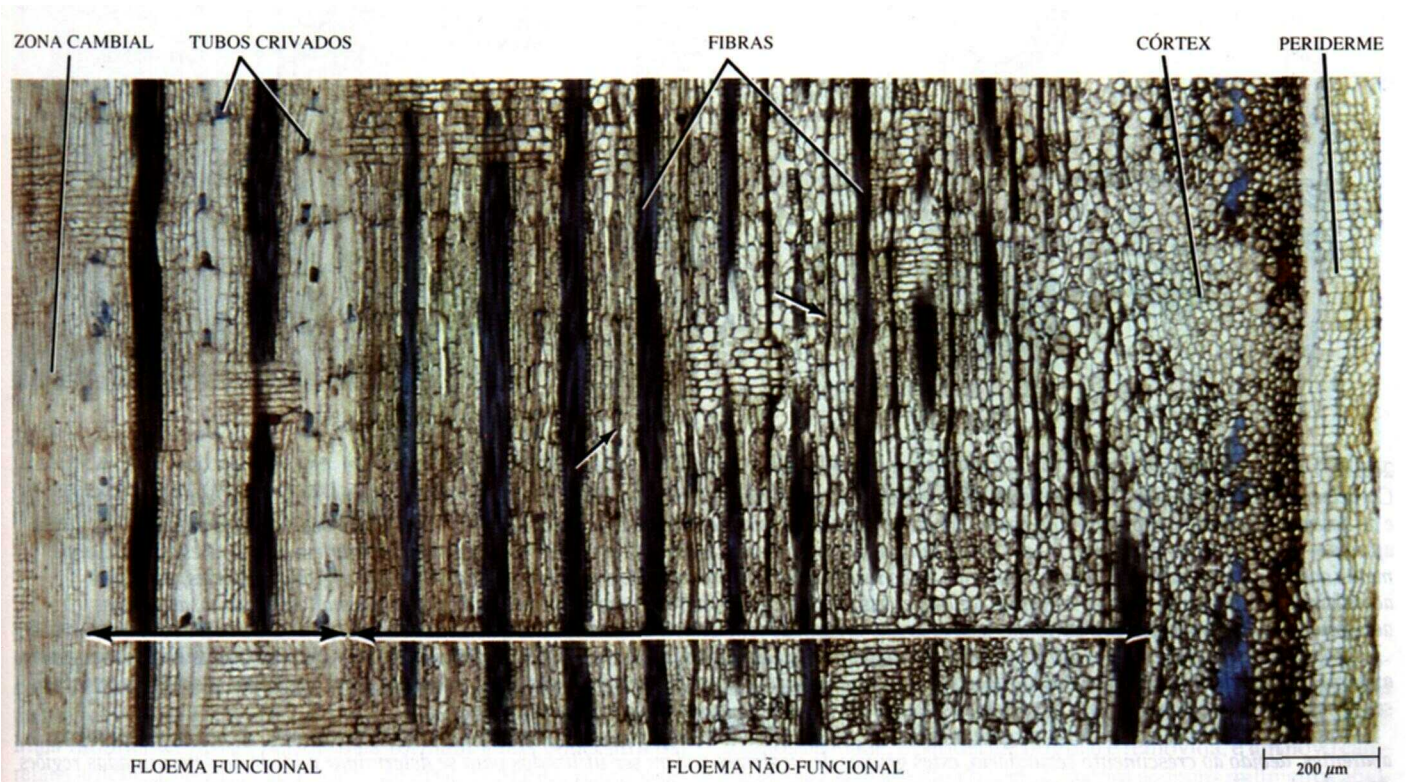


24.15
*Secção transversal do floema secundário de robinia (*Robinia pseudo-acacia*), evidenciando grande parte do floema funcional. Os elementos crivados (indicados por setas) do floema não-funcional estão colapsados.*

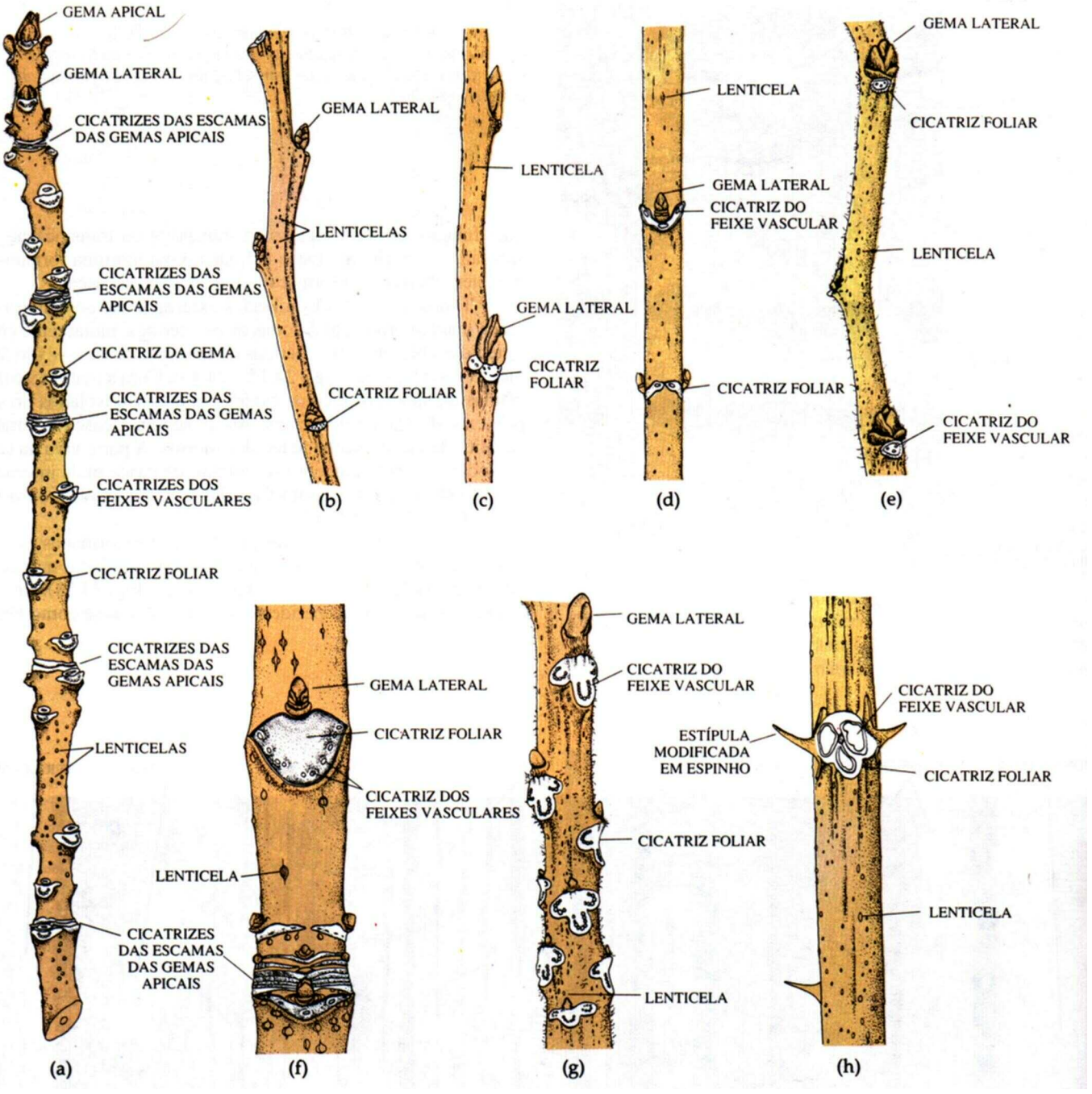
quer função ativa em relação ao transporte ou translocação de substâncias nutritivas. Estas células do parênquima tornam-se meristemáticas e vão formar o novo câmbio da casca.

Todos os tecidos localizados externamente ao câmbio da casca mais interno, isto é, todas as peridermes, juntamente com os tecidos corticais e floemáticos incluídos entre elas — vão formar a *casca externa* (Figs. 24.12 e 24.13). Com a maturação das células do súber, os tecidos externos a elas são isolados do suprimento de água e nutrientes. Assim sendo, a casca externa é constituída inteiramente de tecidos mortos. A parte viva da casca, localizada internamente ao câmbio da casca mais interno e que se estende até o câmbio vascular, é denominada *casca interna* (Figs. 24.12 e 24.13).

O modo pelo qual novas peridermes são formadas e os tipos de tecidos isolados por estas têm uma influência marcante na aparência da superfície externa da casca (Fig. 24.18). Em algumas cascas as novas peridermes desenvolvem-se como lâmi-



24.16
*Secção radial da casca de robinia (*Robinia pseudo-acacia*). A maior parte da secção consiste em floema não-funcional, onde os elementos crivados estão colapsados (indicados por setas). Em robinia, o floema funcional corresponde ao período de crescimento vigente, que se torna não-funcional no fim do outono, quando os elementos crivados morrem e colapsam.*



24.17

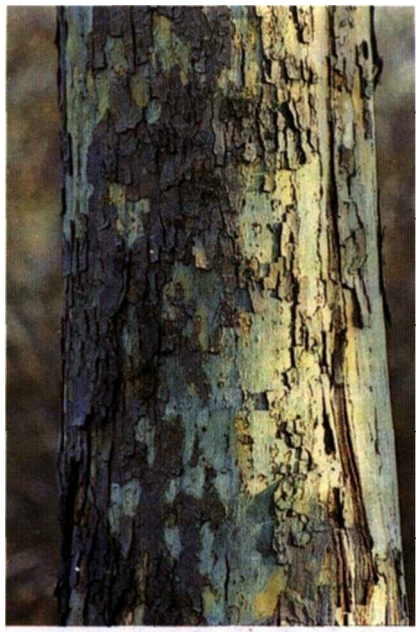
Características externas de caules lenhosos. Um exame dos galhos das plantas lenhosas decíduas revela uma série de características, estruturais e de desenvolvimento, importantes do caule. As estruturas mais características dos galhos são as gemas. Estas ocorrem nos ápices — as gemas apicais — ou nas axilas das folhas — as gemas laterais ou axilares dos galhos. Gemas acessórias podem ocorrer em algumas espécies. Geralmente ocorrendo aos pares, as gemas acessórias estão localizadas uma de cada lado de uma gema axiliar. Em algumas espécies, as gemas acessórias não se desenvolvem se as gemas axiliares, associadas a estas, apresentam um desenvolvimento normal. Em outras, as gemas acessórias dão origem às flores e as gemas axiliares dão origem às folhas.

Após a perda das folhas, as cicatrizes destas, juntamente com as cicatrizes de seus feixes vasculares, podem ser observadas abaixo das gemas axilares. A camada protetora da zona de abscisão produz a cicatriz foliar. As cicatrizes dos feixes correspondem aos feixes vasculares terminais seccionados, que se estendem dos traços foliares até o pecíolo da folha antes de ocorrer a abscisão.

Grupos de cicatrizes das escamas de gemas apicais revelam a localização prévia das gemas apicais, e até o momento de se tornarem menos aparentes, devido ao crescimento secundário, estes grupos de cicatrizes podem ser utilizados para se determinar a idade de determinadas regiões do caule. A região do caule, localizada entre dois grupos de tais cicatrizes, corresponde a um ano de crescimento. As lenticelas surgem como pequenas elevações no caule. (a) *Freixo-verde (*Fraxinus pennsylvanica *var.* subintegerrima*).* (b) *Carvalho-branco (*Quercus alba*).* (c) *Tília (*Tilia americana*).* (d) Acer negundo. (e) *Olmo-americano (*Ulmus americana*).* (f) Aesculus hippocastanum. (g) *Nogueira (*Juglans cinerea*).* (h) *Robinia (*Robinia pseudo-acacia*).*

(a)

(b)



(c)

(d)

24.18
Casca de quatro espécies arbóreas. (a) *Casca delgada e decídua de bétula-papirífera (*Betula papyrifera*). As linhas horizontais na superfície da casca são lenticelas.* (b) *Casca fibrosa da hicória (*Carya ovata*).* (c) *Casca escamosa do plátano (*Platanus occidentalis*).* (d) *Casca profundamente sulcada do carvalho-negro (*Quercus velutina*).*

nas descontínuas, que se sobrepõem, resultando na formação de um tipo de casca denominada escamosa (Figs. 24.12 e 24.13). Estas cascas são encontradas, por exemplo, em caules relativamente jovens de pínus (*Pinus*) e da pereira (*Pyrus communis*). Mais raramente, novas peridermes formam anéis concêntricos, relativamente contínuos, em torno do eixo da planta, resultando na formação de uma casca em anel. *Vitis* e *Lonicera* são exemplos de plantas que apresentam este tipo de casca. As cascas de muitas plantas são intermediárias entre cascas escamosas e em anel.

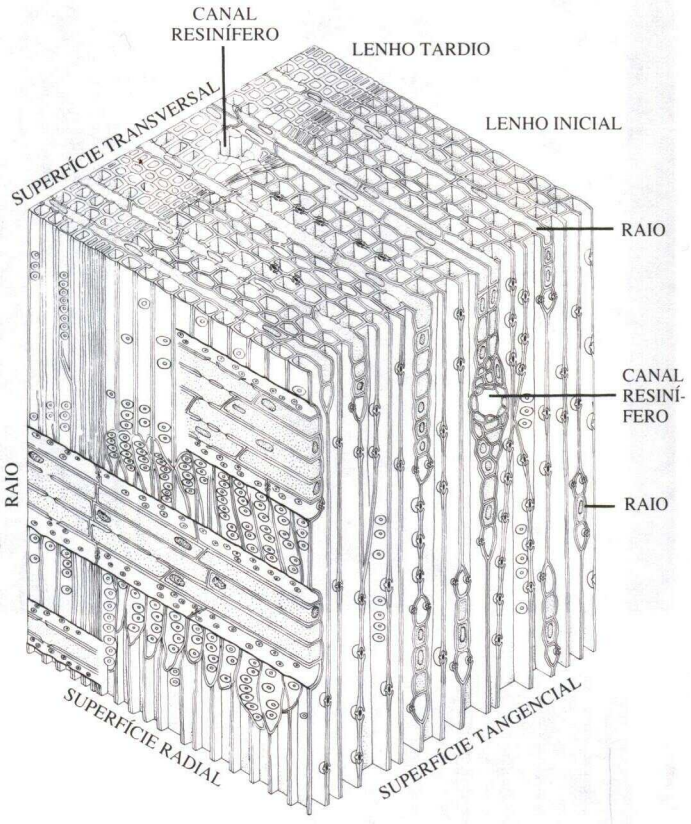
O súber comercial* é obtido do sobreiro, *Quercus suber*, nativo das regiões mediterrâneas. O primeiro câmbio da casca desta árvore tem origem na epiderme, sendo que o súber produzido a partir deste tem pouco valor comercial. Quando esta planta atinge 20 anos de idade, a periderme original é removida, e um novo câmbio da casca é formado no córtex, apenas a alguns milímetros abaixo do local de formação do primeiro. O súber produzido pelo novo

*N.T.: O súber comercial refere-se à cortiça.

câmbio da casca acumula-se rapidamente e após cerca de 10 anos está espesso o suficiente para ser retirado da árvore. Mais uma vez um novo câmbio da casca é formado, abaixo do anterior, e após 10 anos pode ser retirado novamente. Este procedimento pode ser repetido por intervalos de 10 anos até a árvore atingir 150 ou mais anos de idade. As marcas e longas linhas escuras observadas nas superfícies da cortiça correspondem a lenticelas.

Na maioria das raízes e caules lenhosos, pequena porção do floema secundário está realmente envolvida na condução de nutrientes. Em muitas espécies somente a porção de floema secundário formada no ano em curso, ou anel de crescimento, é ativa no transporte de nutrientes a longas distâncias através do caule. Isto se deve à curta vida dos elementos crivados (ver Cap. 21); a maioria deles morre ao final do mesmo ano em que derivaram do câmbio vascular. Em algumas plantas, como a robinia (*Robinia pseudo-acacia*), os elementos crivados colapsam e são esmagados relativamente cedo após sua morte (Figs. 24.14 a 24.16).

A região da casca interna ativamente relacionada ao transporte de nutrientes é denominada **floema funcional.** Embora os elementos crivados situados externamente ao floema funcional estejam mortos, as células do parênquima floemático (parênquima axial) e as células do parênquima radial podem permanecer vivas e continuar suas funções de armazenamento por muito tempo. Esta região da casca interna é denominada **floema não-funcional.** Somente a casca externa é composta inteiramente por tecidos mortos (Figs. 24.14 e 24.16).



24.19
*Diagrama de bloco do xilema secundário de pínus (*Pinus strobus*). Com exceção das células parenquimáticas associadas aos canais resiníferos, o sistema axial é constituído em sua maioria por traqueídes. Os raios apresentam apenas uma célula de largura, exceto aqueles que contêm os canais resiníferos. (Lenho inicial e tardio são descritos mais adiante.).*

A Madeira: Xilema Secundário

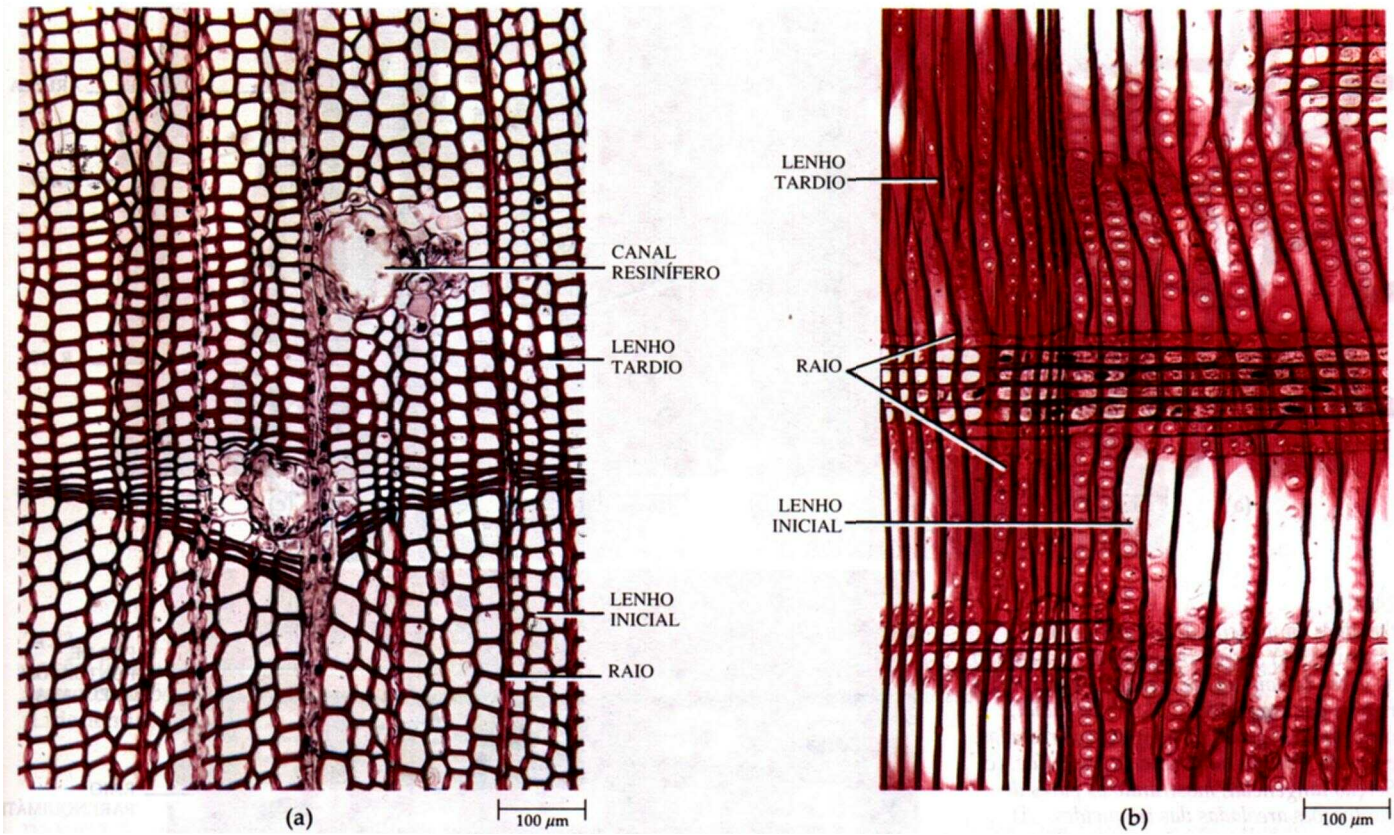
Além da utilização de vários tecidos vegetais como alimento, nenhum outro exerceu um papel tão importante para a sobrevivência do homem, através da história, do que a madeira, ou xilema secundário (ver Quadro 24.1). Geralmente as madeiras são classificadas como **hardwood** ou **softwood.*** As assim chamadas *hardwoods* correspondem a madeiras de dicotiledôneas e/ou de **folhosas,** e as "*softwoods*" são madeira de **coníferas**. Os dois tipos possuem diferenças estruturais básicas, mas os termos *hardwood* e *softwood* não estão diretamente relacionados a gradações de densidade (peso por unidade de volume) ou dureza da madeira. Por exemplo, uma das madeiras mais leves e macias é a balsa (*Ochroma lagopus*), uma dicotiledônea tropical. Em contraste, as madeiras de algumas coníferas, como *Pinus elliottii,* são muito mais pesadas do que algumas madeiras de folhosas. Embora este capítulo trate de crescimento secundário em angiospermas, é prático e instrutivo considerar a madeira das coníferas e das dicotiledôneas conjuntamente.

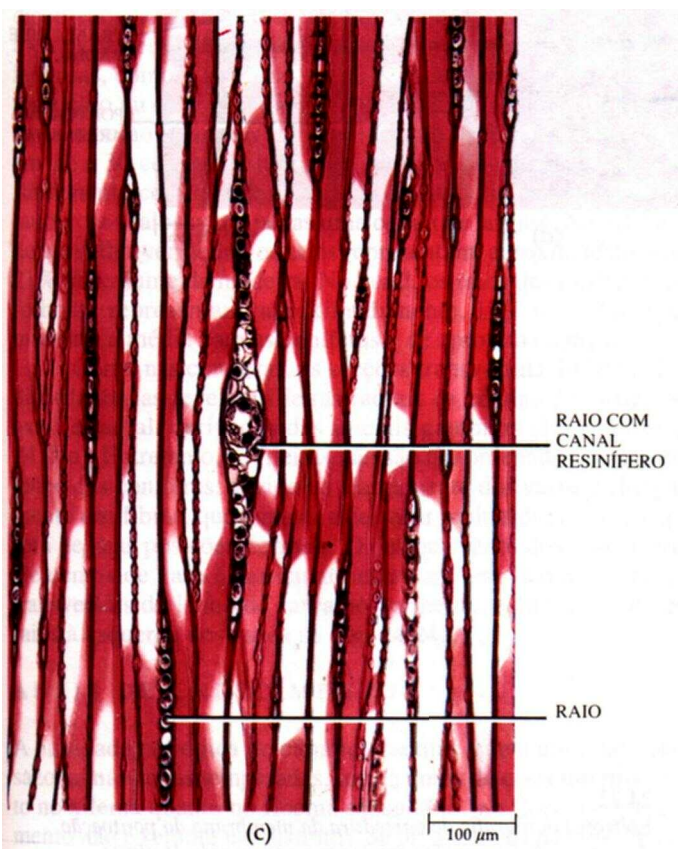
MADEIRA DE CONÍFERAS

A estrutura da madeira de coníferas é relativamente simples se comparada com a da maioria das dicotiledôneas. As suas principais características são a ausência de vasos (ver Cap. 21 para uma discussão dos elementos traqueais) e sua quantidade relativamente pequena de parênquima axial, ou parênquima lenhoso. Traqueídes longas e afiladas constituem o tipo de célula predominante do sistema axial. Em alguns gêneros, como *Pinus*, as únicas células parenquimáticas do sistema axial são as associadas aos **canais resiníferos.** Estes canais são espaços intercelulares relativamente grandes, envolvidos por células parenquimáticas de paredes delgadas, que secretam resina para o interior do canal. Em *Pinus,* os canais resiníferos ocorrem no sistema axial e no radial (Figs. 24.19 e 24.20). Ferimentos, pressão e injúrias causadas por geada e vento podem estimular a formação de canais resiníferos no lenho das coníferas, levando alguns pesquisadores a sugerir que todos os canais resiníferos são traumáticos em origem. A resina aparentemente protege a planta do ataque de fungos e besouros de casca.

As traqueídes das coníferas são caracterizadas por pontoações areoladas, grandes e circulares, mais abundantes na porções terminais destas células, que se sobrepõem a outras traqueídes (Figs. 24.19 até 24.21). Os pares de pontoações (ver Cap. 2) entre as traqueídes das coníferas são caracterizados pela presença do **toro.** O toro é a porção central espessada da membrana da pontoação (Fig. 24.22), ligeiramente maior do que as aberturas nas bordas das pontoações (Fig. 24.21). A membrana da pontoação é flexível e, sob certas condições, o toro pode bloquear uma das aberturas e impedir o movimento de água ou gases através do par de pontoação. Embora se pensasse que o toro ocorresse apenas nas membranas das pontoações areoladas das traqueídes de certos gêneros de gimnospermas, o toro e outras estruturas semelhantes foram observadas recentemente em pontoações de traqueídes e vasos em vários gêneros de dicotiledôneas.

*N.T.: Estes dois termos não são traduzidos literalmente para o português por não apresentarem relação com o peso da madeira, sendo aceitos sem tradução a nível internacional. Entre os anatomistas de madeira são aceitos, em português, os termos madeira de folhosas ou madeira de dicotiledôneas para *hardwood* (literalmente "madeira dura") e madeira de coníferas para *softwoods* (literalmente "madeira macia").





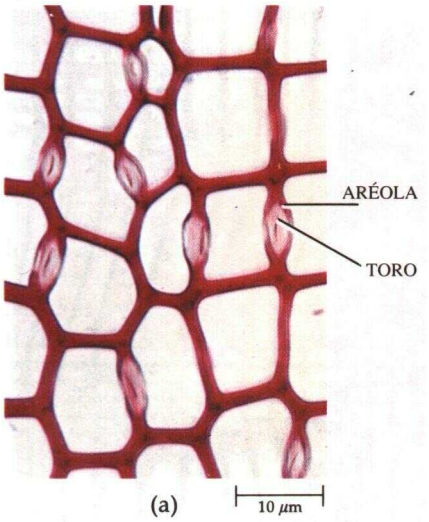
24.20
Madeira pínus (Pinus strobus)*, uma conífera, em secções* (a) *transversal,* (b) *radial e* (c) *tangencial. (A madeira do pínus possui uma densidade básica de 0,34. Ver mais adiante.)*

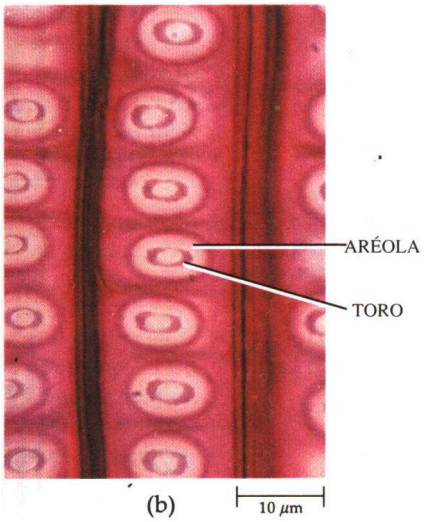
A Fig. 24.19 é um diagrama tridimensional do lenho do pínus (*Pinus strobus*) baseado nas três secções mostradas na Fig. 24.20. Nas secções que formam um ângulo reto em relação ao maior eixo do caule ou da raiz — secção transversal — as traqueídes aparecem angulares ou quadradas, e os raios podem ser observados na sua extensão longitudinal, atravessando o lenho (Fig. 24.20a). Existem dois tipos de secção longitudinal — radial e tangencial. As superfícies radiais são seccionadas paralelamente aos raios, e nestas secções os raios aparecem como faixas de células, que formam um ângulo reto com as traqueídes do sistema axial, verticalmente alongadas (Figs. 24.20b e 24.21d). As superfícies tangenciais são seccionadas formando um ângulo reto com os raios, evidenciando a largura e a altura dos mesmos. Em *Pinus,* os raios possuem uma célula de largura, exceto aqueles que contêm os canais resiníferos (Fig. 24.20c). Detalhes da madeira do pínus são observados na Fig. 24.21.

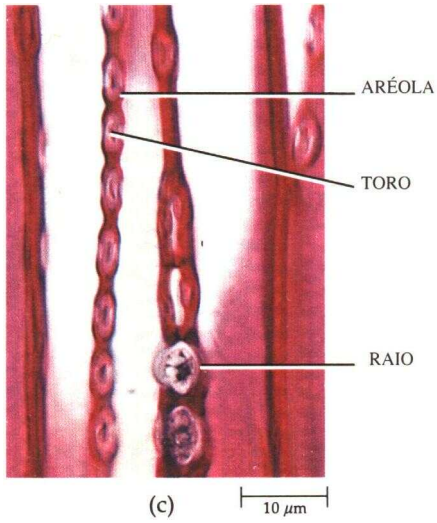
MADEIRA DE DICOTILEDÔNEAS

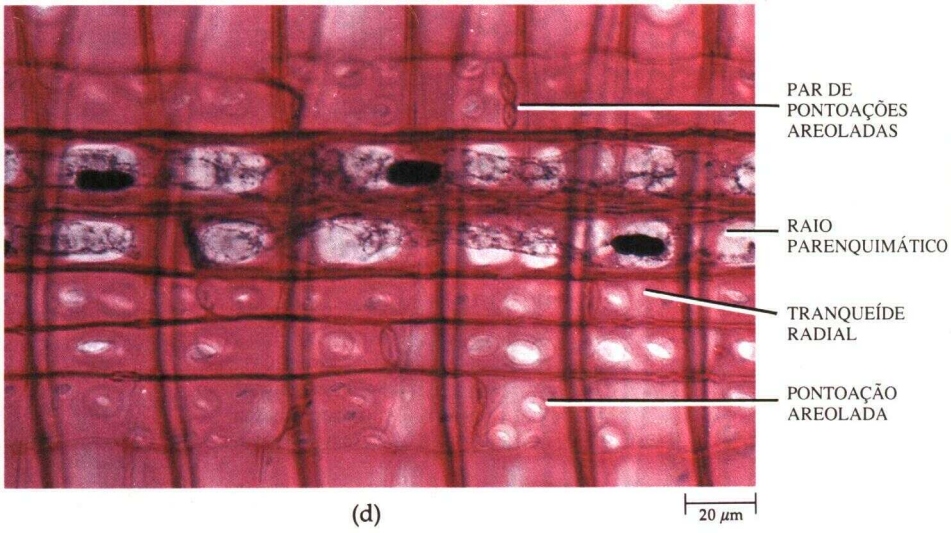
A estrutura da madeira das dicotiledôneas é muito mais variada do que a das coníferas, devido em parte ao grande número de tipos celulares no sistema axial, incluindo os elementos de vaso, traqueídes, vários tipos de fibras e células parenquimáticas (Figs. 24.23 e 24.24; ver também Figs. 21.12 e 24.25). É a presença dos vasos, em particular, que distingue, na maioria das vezes, a madeira das dicotiledôneas da madeira das coníferas.

Os raios do lenho das dicotiledôneas são geralmente considerados maiores do que os das coníferas. Nas coníferas, os raios possuem predominantemente uma célula de largura e a maio-

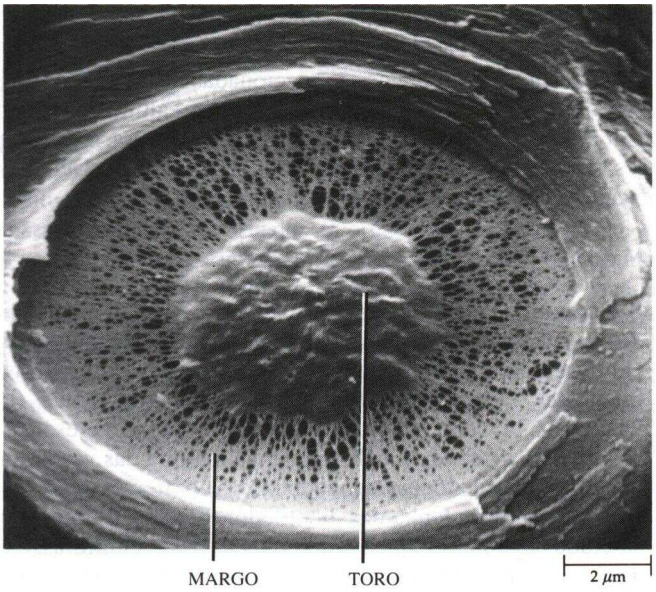




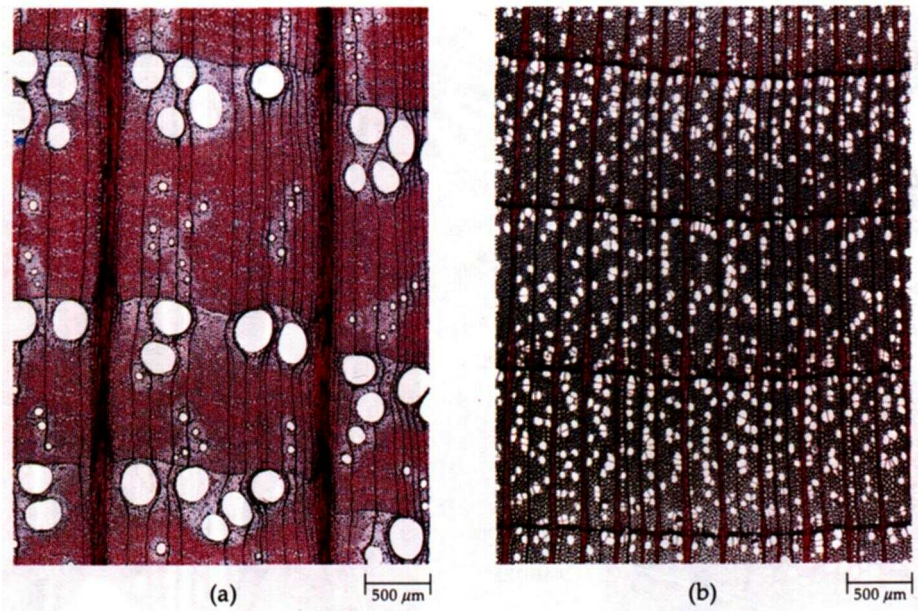




24.21
Detalhes da madeira de pínus (Pinus strobus). (a) *Secção transversal, mostrando os pares de pontoações areoladas nas paredes radiais das traqueídes.* (b) *Secção radial, mostrando os pares de pontoações areoladas, em vista frontal, na parede da traqueíde.* (c) *Secção tangencial, mostrando os pares de pontoações areoladas das traqueídes.* (d) *Secção radial, mostrando os raios. Os raios de pínus e de outras coníferas são compostos por traqueídes radiais e células de parênquima radial. Aqui as traqueídes radiais ocorrem na porção superior e inferior do raio, e as células parenquimáticas, no meio. Observe as pontoações areoladas das traqueídes radiais. Acima do raio parenquimático estão dois pares de pontoações areoladas adjacentes.*



24.22
Elétron-micrografia de varredura da membrana da pontoação de um par de pontoações areoladas na traqueíde de pínus (Pinus strobus). *A porção espessada da membrana é o toro. A porção da membrana que envolve o toro é denominada margo, que é muito porosa, permitindo a passagem de água e íons de traqueíde a traqueíde.*



24.23
Secções transversais da madeira, mostrando camadas de crescimento. (a) *Carvalho-vermelho (*Quercus rubra*). Os vasos maiores do anel poroso, como ocorre no carvalho-vermelho, são encontrados no lenho inicial. As linhas verticais escuras são os raios.* (b) *Tulipeiro (*Liriodendron tulipifera*), madeira com porosidade difusa.*

ria varia de uma a 20 células em altura. Os raios da madeira das dicotiledôneas variam de uma a várias células de largura e de uma a várias centenas de células em altura. Em algumas dicotiledôneas lenhosas, como o carvalho, os raios mais largos podem ser vistos a olho nu (Fig. 24.12). Os raios largos da madeira do carvalho-vermelho (*Quercus rubra*), ilustrado na Fig. 24.24c, possuem 12 a 30 células de largura e centenas de células em altura. Juntamente com os raios largos, a madeira do carvalho possui numerosos raios com apenas uma célula de largura. Na madeira do carvalho-vermelho, os raios representam, aproximadamente, 21% do volume da madeira. No geral, os raios das madeiras de folhosas representam, aproximadamente, 17% do volume da madeira; a média para as coníferas é de aproximadamente 8%.

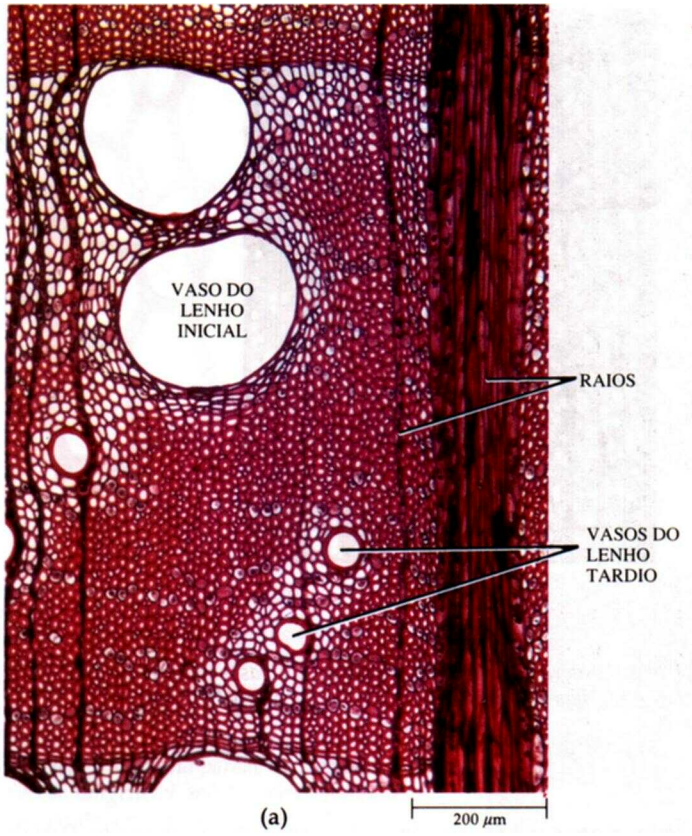
Como nas coníferas, as secções transversais do lenho das dicotiledôneas revelam fileiras radiais de células dos sistemas axial e radial, derivadas das iniciais cambiais (Figs. 24.23 e 24.24a). Entretanto, as fileiras não são tão ordenadas quanto no lenho das coníferas, devido ao alargamento dos vasos e alongamento das fibras, que tendem a deslocar muitas das células para fora de suas posições normais. O deslocamento dos raios pelos elementos de vaso é particularmente característico nas secções transversais do lenho de carvalho-vermelho, como mostram os raios à esquerda dos vasos na Fig. 24.24a.

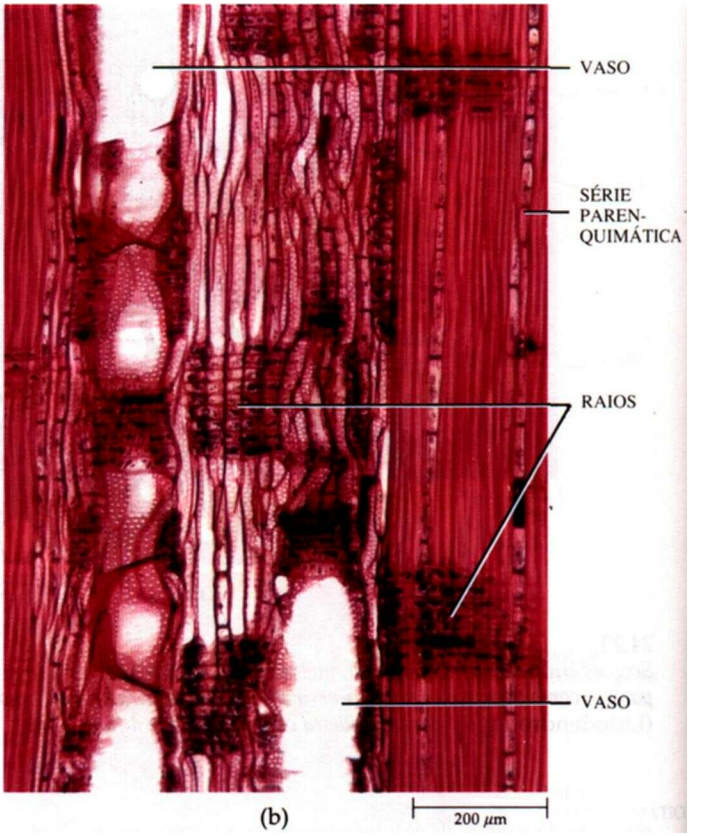
ANÉIS DE CRESCIMENTO

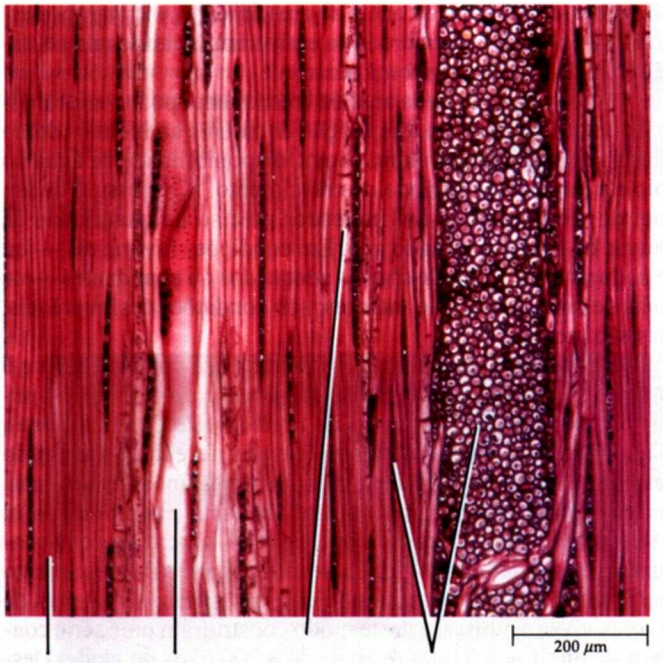
A atividade periódica do câmbio vascular, que é um fenômeno sazonal nas zonas temperadas, forma **anéis de crescimento** tanto no xilema quanto no floema secundário (no floema o crescimento não é sempre tão distinto). Se uma camada de crescimento representa um período de um ano, ela é denominada **camada de crescimento anual.** Mudanças abruptas na disponibilidade de água, ou outros fatores ambientais, podem ser responsáveis pela produção de mais de um anel de crescimento num mesmo ano; tais anéis são denominados *falsos anéis de crescimento*. Portanto, a idade da região mais velha de um caule pode ser estimada contando-se o número de anéis de crescimento; entretanto, a estimativa pode não ser acurada se estiverem incluídos na contagem os falsos anéis de crescimento.

A espessura de cada anel de crescimento pode variar muito de um ano para outro, em função de fatores ambientais como a luminosidade, temperatura, chuva, disponibilidade de água do solo e a duração do período de crescimento. A espessura de um anel de crescimento é um indicador preciso da quantidade de chuvas de um determinado ano. Em condições favoráveis — ou seja, durante períodos de chuvas adequados ou abundantes — os anéis de crescimento são maiores; sob condições desfavoráveis, eles são menores.

Em regiões semi-áridas, onde há pouca chuva, a árvore é um guia sensível de chuva. Um excelente exemplo disso é o *bristlecone pine* (*Pinus longaeva*) da região oeste de Great Basin (Fig. 24.26). Cada anel de crescimento é diferente, e um estudo destes anéis conta uma história de milhares de anos atrás. A mais antiga espécie viva que se conhece de *bristlecone pine* possui 4.900 anos de idade. Dendrocronologistas — cientistas que conduzem pesquisas cronológicas baseadas nos anéis de crescimento das árvores — foram capazes de unir amostras de madeiras de árvores vivas e mortas, e deste modo construíram uma série contínua de anéis que datam de mais de 8.200 anos de idade. Descobriu-se que a largura dos anéis de *bristlecone pine* de maiores alturas está intimamente relacionada com mudanças de temperatura, e um registro da espessura média dos anéis nestas árvores fornece um valioso guia para as condições de clima e temperatura do passado. Por exemplo, nas Montanhas White, da Califórnia, os verões foram relativamente quentes por volta de 3.500 aC a 1.300 aC, e o limite arbóreo era aproximadamente 150 m acima do nível atual. Os verões foram frios por volta de 1.300 aC até 200 aC.







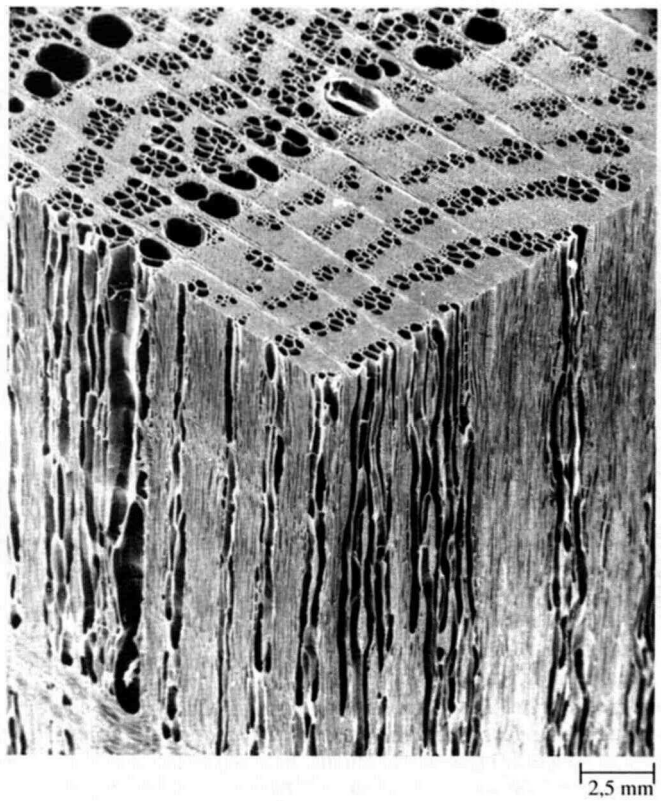
(c)

FIBRAS VASO SÉRIE PARENQUIMÁTICA RAIOS

(c)

24.24

*Madeira de carvalho-vermelho (*Quercus rubra*) em secção* (a) *transversal,* (b) *radial e* (c) *tangencial. (A madeira do carvalho-vermelho possui uma densidade básica de 0,57.)*



24.25
*Elétron-micrografia de varredura de um cubo de madeira de olmo americano (*Ulmus americana*), mostrando as três faces, ou superfícies da madeira. Por comparação com as Figs. 24.19, 24.23 e 24.24, você será capaz de identificar cada superfície. Esta é uma madeira com anel semiporoso, onde os vasos do lenho tardio estão arranjados em linhas tangenciais onduladas, uma característica típica dos olmos. Identifique os vasos do lenho inicial e tardio, bem como os raios nas três superfícies. A região densa da madeira é composta basicamente por fibras. As células do parênquima axial também estão presentes, mas não são distinguíveis neste aumento. (A madeira do olmo americano possui uma densidade básica de 0,46.)*

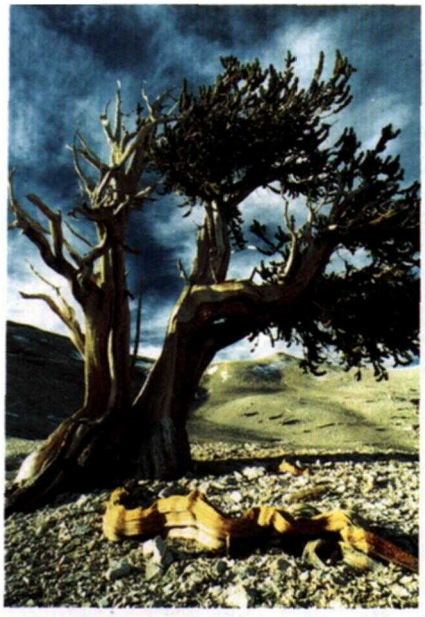
A base estrutural para a visualização das camadas de crescimento na madeira é a diferença de densidade do lenho produzido no início da estação de crescimento e aquele produzido mais tarde (Figs. 24.20, 24.23 e 24.24). O **lenho inicial** possui densidade menor (com células mais largas e paredes mais delgadas) do que o **lenho tardio** (com células mais estreitas e, proporcionalmente, paredes mais espessas). Em uma determinada camada de crescimento, a passagem do lenho inicial para o lenho tardio pode ser bastante gradual e quase imperceptível. Entretanto, quando o lenho tardio de uma camada de crescimento tangencia o lenho inicial da camada de crescimento adjacente, a mudança é abrupta, assim, claramente discernível.

Na madeira de algumas dicotiledôneas, as diferenças de tamanho dos vasos, ou poros, do lenho inicial e tardio são bem evidentes, sendo os vasos do lenho inicial distintamente mais largos do que os do lenho tardio. (O termo "poro" é utilizado pelos anatomistas de madeira para denominar os vasos observados em secção transversal.) Tais madeiras são denominadas **madeiras com anel poroso** (Figs. 24.23a e 24.24a). Em outras madeiras de dicotiledôneas, os poros são consideravelmente uniformes em tamanho e distribuição através das camadas de crescimento. Estas madeiras são denominadas **madeiras de porosidade difusa** (Fig. 24.23b). Em uma madeira com anel poroso, quase toda água é conduzida na camada de crescimento mais externa, a uma velocidade 10 vezes maior do que em uma madeira com porosidade difusa.

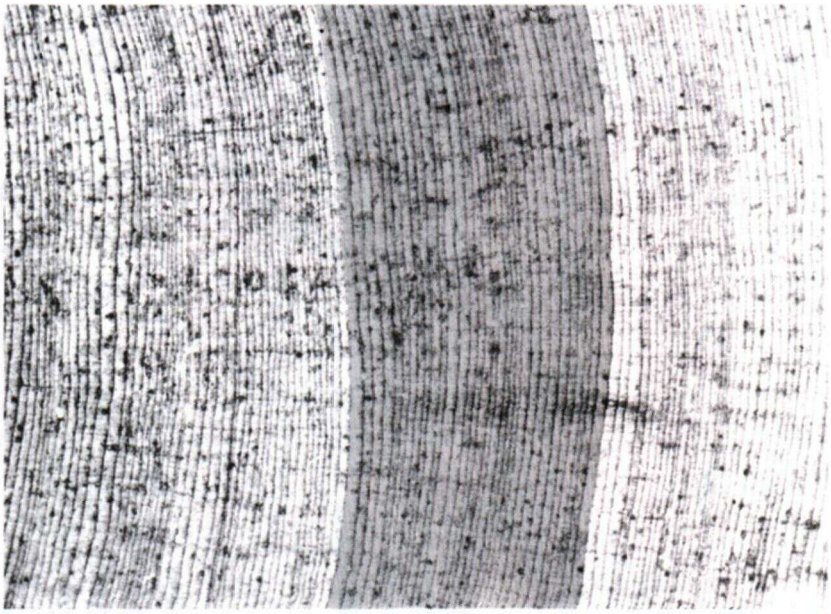
CERNE E ALBURNO

Conforme a madeira envelhece, deixando de ser útil como tecido de condução, suas células parenquimáticas morrem. Antes de isto acontecer, entretanto, a madeira geralmente sofre mudanças visíveis, que envolvem a perda de reserva de nutrientes e a infiltração da madeira por várias substâncias (como óleos, resinas, gomas e taninos), que a colorem e algumas vezes a tornam aromática. Este lenho, geralmente mais escuro e não-condutor, é denominado **cerne,** enquanto que o mais claro e condutor é denominado **alburno** (ver Fig. 24.12). A proporção de alburno e cerne, e a gradação de diferenças visíveis entre estes, varia muito de espécie para espécie. Algumas, como o bordo (*Acer*), a bétula (*Betula*) e o freixo (*Fraxinus*), possuem alburnos largos; enquanto outras como a acácia (*Robinia*), a catalpa (*Catalpa*) e *Taxus* possuem alburnos estreitos. Em outras árvores, como os choupos (*Populus*), os salgueiros (*Salix*) e os abetos (*Abies*), não há uma clara distinção entre o cerne e o alburno.

Em muitas madeiras ocorre a formação de tilos nos vasos, quando estes se tornam não-funcionais (Fig. 24.27). Os **tilos** são protuberâncias em forma de balões, que crescem a partir dos raios ou do parênquima axial para o interior dos vasos, atravessando as cavidades das pontoações. Podem obstruir totalmente o lume (espaço circundado pela parede da célula) do vaso. Os tilos geralmente são induzidos a se formar prematuramente, ou artificialmente, por agentes patogênicos das plantas, servindo como



(a)

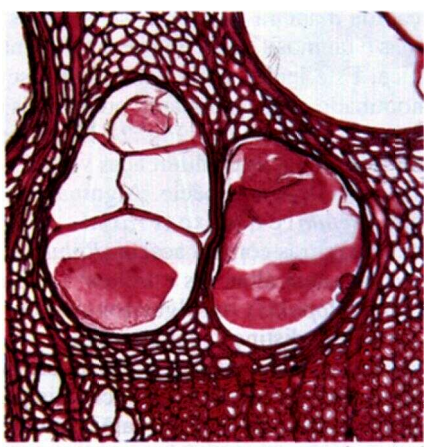


(b)

500 μm

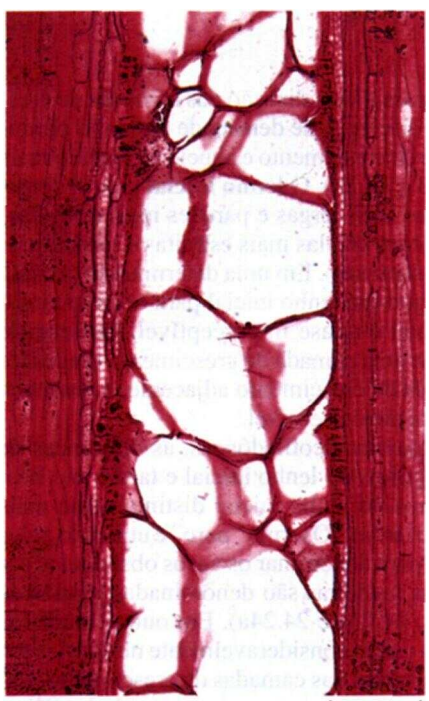
24.26
(a) Bristlecone pine (Pinus longaeva) *da região de White Mountains, no leste da Califórnia. Estes pínus, que crescem próximo ao limite arbóreo das montanhas, são as árvores vivas mais velhas; uma árvore alcançou a idade de 4.900 anos.* (b) *Secção transversal da madeira deste pínus, mostrando a variação na espessura dos anéis de crescimento anuais. Esta secção inicia-se a aproximadamente 6.260 anos atrás; a faixa mais escura de anéis representa os 30 anos entre 4.240 aC até 4.210 aC. Os padrões de sobreposição dos anéis presentes nas árvores mortas permitiram determinar as precipitações relativas, que se estenderam desde 8.200 anos atrás.*

*Apesar de sua idade avançada, este pínus de 4.900 anos não é a mais antiga árvore do planeta. Na realidade, um grupo de arbustos de creosote bushes (*Larrea divaricata*), aparentemente todos derivados de uma única semente, foi estimado em 12.000 anos de idade. Crescendo no Deserto de Mojave, a 150 milhas a nordeste de Los Angeles, o grupo de arbustos foi denominado de "*King clone*". (Ver também Fig. 30.15.)*



(a)

100 μm



(b)

100 μm

24.27
Tilos, protuberâncias em forma de balões, que crescem a partir das células parenquimáticas, bloqueando total ou parcialmente o lume do vaso. Secções (a) *transversal e* (b) *longitudinal, mostrando tilos nos vasos de carvalho-branco (*Quercus alba*), observado em microscópio óptico.*

um mecanismo de defesa, que inibe a difusão dos patógenos, via xilema, através da planta.

LENHO DE REAÇÃO

Lenho de reação é um termo aplicado à madeira anormal, que se desenvolve em galhos e troncos inclinados. Esta formação está relacionada a processos de alongamento daquelas partes da planta. Em coníferas, o lenho de reação se desenvolve na parte inferior da região inclinada e é denominado *lenho de compressão.* Em dicotiledôneas, este se desenvolve na parte superior e é denominado *lenho de tensão.*

O lenho de compressão é produzido por um aumento da atividade do câmbio vascular do lado inferior da curva do caule, resultando na formação de anéis de crescimento excêntricos. Porções dos anéis de crescimento localizadas do lado inferior são geralmente muito mais largas do que aquelas localizadas do lado superior (Fig. 24.28). Conseqüentemente, o lenho de compressão causa alongamento devido ao estiramento do tronco, ou do galho, para cima. O lenho de compressão possui mais lignina e menos celulose do que a madeira normal, e sua contração longitudinal após a secagem é geralmente 10, ou mais vezes, maior do que a da madeira normal. (A madeira normal usualmente contrai longitudinalmente não mais do que 0,1 a 0,3%.) A diferença em relação à contração longitudinal entre a porção normal da madeira e a de compressão, em uma tábua seca, geralmente causa empenamento da mesma. Esta madeira não é adequada comercialmente, sendo útil apenas como combustível.

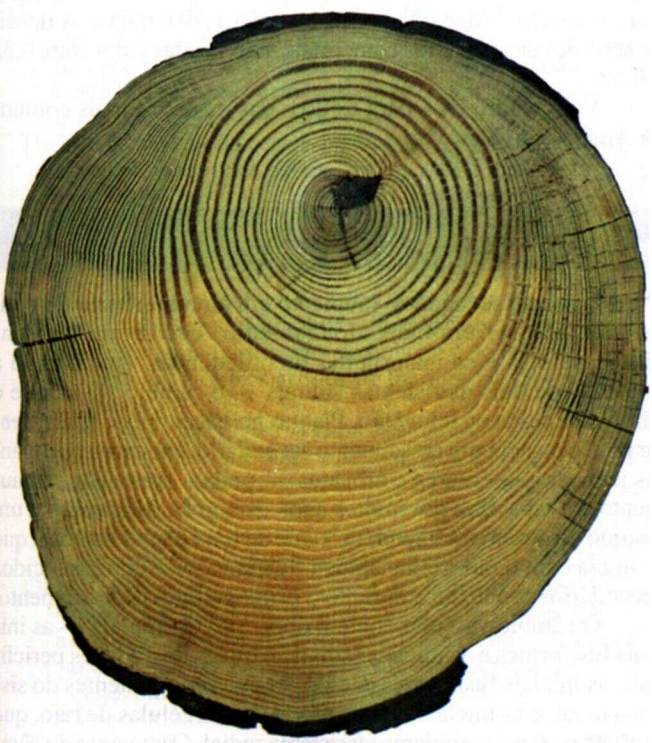
O lenho de tensão é produzido por um aumento da atividade do câmbio vascular do lado superior do caule e, como no caso do lenho de compressão, é reconhecido pela presença de anéis de crescimento excêntricos. Para manter o caule reto, o lenho de tensão necessita exercer uma tração, recebendo portanto o nome de "lenho de tensão". A identificação correta de um lenho de tensão requer um exame microscópico de secções do lenho. Anatomicamente, a principal característica que o distingue é a presença de fibras gelatinosas — fibras com pouca ou nenhuma lignificação, nas quais parte da parede secundária possui uma aparência gelatinosa. A contração longitudinal de um lenho de tensão raramente ultrapassa 1%, mas a tábua que o contém empena quando seca. Quando serrado verde, o lenho de tensão se rompe em feixes de fibras, concedendo às tábuas uma aparência semelhante à lã.

CARACTERÍSTICAS GERAIS DA MADEIRA

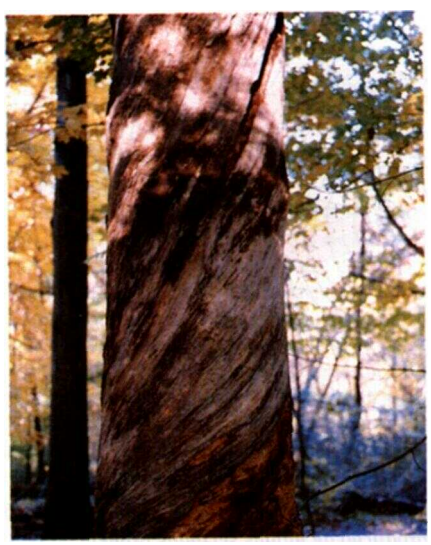
O aspecto da madeira depende de vários fatores, como cor, textura, grã e aparência. Estas características são úteis não somente na identificação de vários tipos de madeiras, como também são responsáveis pelas suas qualidades decorativas.

A **cor** das madeiras varia tanto entre diferentes espécies de madeiras, quanto entre madeiras de uma mesma espécie. A cor do cerne pode ser uma característica importante na identificação da madeira; além disto, a cor pode ser responsável, em parte, pelos usos preferenciais da madeira. O cerne castanho-chocolate a castanho-púrpura da nogueira (*Juglans nigra*) e o cerne castanho-avermelhado de *Prunus serotina* são exemplos de madeiras preferidas para móveis de alto padrão.

A **grã** da madeira é um termo utilizado para se referir à direção da disposição dos elementos da madeira, ou componentes axiais — fibras, traqueídes, células parenquimáticas e vasos — quando considerados *como um todo.* O alinhamento dos componentes axiais reflete o alinhamento das iniciais fusiformes que os originaram. Quando todos os elementos estão orientados paralelamente ao eixo longitudinal, a grã é dita *direita.* Quando o alinhamento, em uma peça de madeira, não coincide com o do eixo longitudinal da peça, a madeira é dita *grã-cruzada* ou *reversa. Grã em espiral* ou *ondulada* é empregada quando o arranjo dos elementos em uma tora ou tronco de madeira é espiralado. A tora ou tronco com grã ondulada possui uma aparência em espiral depois que a casca é removida (Fig. 24.29). Se



24.28
*Secção transversal do caule de um pínus (*Pinus sp.*), mostrando o lenho de compressão, com anéis de crescimento mais largos no lado inferior.*



24.29
*Tronco de árvore de um carvalho-branco morto (*Quercus alba*), de onde a casca caiu, evidenciando a grã em espiral da madeira.*

a orientação da espiral é contrária, a intervalos mais ou menos regulares, ao longo de um único raio, a grã é dita *entrecruzada.*

A **textura** da madeira refere-se ao tamanho relativo, bem como às variações de tamanho dos elementos celulares, em um anel de crescimento. A textura *grosseira* pode resultar da presença de faixas largas de vasos grandes e raios largos, como em algumas madeiras com anel poroso, e textura *fina* refere-se à presença de pequenos vasos e raios finos. A textura *uniforme* é o resultado da uniformidade das dimensões das células — não há uma grande diferença entre o lenho inicial e o tardio. A textura é *irregular* quando diferenças marcantes existem entre o lenho inicial e o tardio de um anel de crescimento.

A **aparência** refere-se aos padrões observados nas superfícies longitudinais do lenho. Num sentido estrito, o termo "aparência" é utilizado para madeiras mais decorativas, utilizadas para móveis e marcenarias industriais. A aparência depende da grã e da textura, bem como da orientação da superfície após ser serrada.

As tábuas são serradas de dois modos em relação ao raio da tora (Fig. 24.30). Em uma, a madeira é cortada de tal forma, que a maior superfície da tábua é paralela ao plano longitudinal tangencial da tora. Tábuas assim cortadas são denominadas **madeiras cortadas tangencialmente.** Os anéis de crescimento nestas tábuas aparecem como faixas onduladas. Uma outra forma de serrar refere-se ao corte longitudinal radial, passando pelo centro da tora. Tábuas assim serradas são denominadas de **madeira serrada radialmente.** Nestas tábuas, os anéis de crescimento aparecem como linhas paralelas que se estendem na direção do comprimento da tábua, com os raios cruzando os anéis perpendicularmente. As tábuas serradas radialmente são preferidas, em várias aplicações, devido às superfícies radiais possuírem uma aparência mais uniforme e não empenarem. Entretanto, a madeira serrada radialmente consome mais tempo e é muito mais dispendiosa do que a serrada tangencialmente.

Densidade Básica e Densidade de Massa

A densidade é o mais importante indicador da resistência da madeira, podendo ser utilizada para predizer determinadas características como dureza, resistência a pregos e trabalhabilidade. As madeiras densas geralmente retraem-se e dilatam-se mais do que as madeiras leves. Entretanto, as mais densas fornecem os melhores combustíveis.

A *densidade básica* de um material é a razão entre a sua massa e a massa de um mesmo volume de água. No caso da madeira, a massa seca é utilizada para determinar a sua densidade básica:

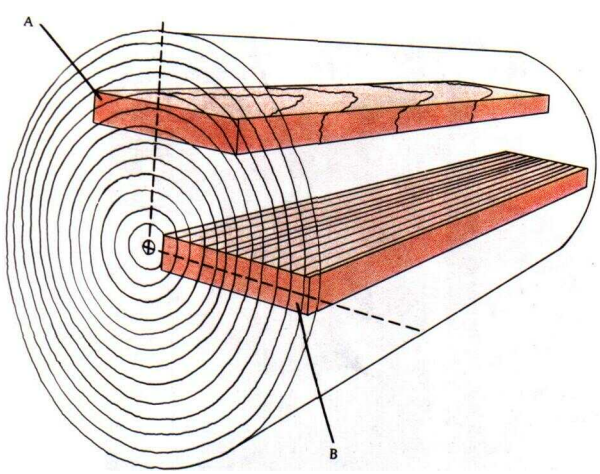
$$\text{densidade básica} = \frac{\text{massa seca em estufa da madeira}}{\text{massa do volume de água deslocado}}$$

A densidade básica da madeira seca (isto é, da parede celular seca em estufa) de todas as plantas é aproximadamente 1,5. A diferença na densidade básica das madeiras depende, portanto, da proporção da composição dos componentes da parede e lume (espaço circundado pela parede da célula).

As fibras são especialmente importantes na determinação da densidade básica. Se possuem paredes espessas e lume estreito, a densidade básica tende a ser maior. Se, ao contrário, as paredes são delgadas e o lume é largo, a densidade básica tende a ser menor. A presença de numerosos vasos com paredes delgadas tende a baixar a densidade básica.

A *densidade de massa* é expressa em massa por unidade de volume, ou em libras/pés cúbicos (Sistema Inglês), ou em gramas/centímetro cúbico (Sistema Métrico). A água possui uma densidade de 62,4 lb/pé^3, ou 1 g/cm^3. Uma madeira que pesa 31,2 lb/pé^3, ou 0,5 g/cm^3, possui a metade da densidade da água, com uma densidade básica de 0,5. O *Guinness Book of World Records* lista a *Olea capensis* da África do Sul como sendo a madeira mais pesada (93 lb/pé^3 ou 1,49 g/cm^3), e o *Aeschynomene hispida,* de Cuba, como a mais leve (2,75 lb/pé^3 ou 0,044 g/cm^3). Suas respectivas densidades básicas são 1,49 e 0,044. A densidade básica das madeiras comerciais mais usadas varia entre 0,35 e 0,65.

Ver Quadro 24.1 para os usos das madeiras mais comuns da América do Norte.



24.30
Diagrama ilustrando a direção em que as toras de madeira são cortadas para produção de tábuas serradas tangencialmente (A) e serradas radialmente (B). Nas tábuas serradas tangencialmente os anéis de crescimento são mais ou menos paralelos às faces mais largas. Nas tábuas serradas radialmente os anéis são mais ou menos perpendiculares às faces mais largas.

Resumo

O crescimento secundário (aumento em circunferência de regiões que não sofrem mais alongamento) ocorre em todas as gimnospermas e na maioria das dicotiledôneas, envolvendo a atividade de dois meristemas laterais — o câmbio vascular e o câmbio da casca ou felogênio. Plantas herbáceas podem apresentar pouco ou nenhum crescimento secundário, enquanto que plantas lenhosas — árvores e arbustos — podem continuar seu aumento em espessura por muitos anos. A Fig. 24.31 apresenta um resumo do desenvolvimento do caule de uma planta lenhosa, que se inicia com o meristema apical, finalizando-se com os tecidos secundários produzidos durante o primeiro ano de crescimento.

O câmbio vascular contém dois tipos de iniciais — as iniciais fusiformes e as iniciais radiais. Através de divisões periclinais, as iniciais fusiformes dão origem aos componentes do sistema axial, e as iniciais radiais produzem as células de raio, que formam os raios vasculares ou sistema radial. O aumento do câmbio em circunferência é acompanhado por divisões anticlinais das iniciais.

O primeiro câmbio da casca, ou felogênio, origina-se em muitos caules a partir de uma fileira de células logo abaixo da

Quadro 24.1 ***Usos da madeira de algumas árvores comuns da América do Norte***

Madeiras de dicotiledôneas

Alder, red (*Alnus rubra*) — principal madeira pesada do Noroeste do Pacífico. Usada para móveis, especialmente cadeiras, caixilhos, portas e outros artigos de marcenaria; compensados; carvão; importante fonte de celulose.

Birch, yellow (*Betula alleghaniensis*) — laminados; destilação de madeira; móveis; brinquedos e outros artigos de madeira; instrumentos musicais; palitos de dente.

Carvalho, vermelho e branco (*Quercus rubra* and *Q. alba*) — dormentes de estradas de ferro; laminados; assoalhos; caixilhos, portas e outros artigos de marcenaria; lenha; construção de barcos e navios; cofres e caixões.

Cherry, black (*Prunus serotina*) — magníficos armários de madeira; móveis trabalhados; blocos de impressão onde são montados eletrotipos; mecanismos de piano; acabamento interno (molduras, guarnições); painéis; brinquedos e outros artigos de madeira.

Cottonwood (*Populus deltoides*) — celulose para papéis de alta qualidade usados em livros e revistas, partes ocultas de móveis; palha de madeira para embalagem; tonéis e baldes para alimentos; caixas e engradados.

Faia (*Fagus americana*) — uma das três madeiras mais importantes do norte dos Estados Unidos; as outras duas são o *yellow birch* e o *sugar maple*. Usadas como peças planas de serraria, especialmente como tábuas de assoalho; laminados; combustível; usada para obtenção, através da destilação, de ácido acético, metanol e outros produtos químicos; brinquedos e outros artigos de madeira.

Freixo branco (*Fraxinus americana*) — cabos de ferramentas, especialmente os compridos (pá, ancinho), devido à grã reta, resistência, peso moderado e outras qualidades; quase todos os bastões de beisebol, remos, armações de raquetes de tênis, bastões de hóquei; armários de cozinha; brinquedos e outros artigos de madeira.

Hicória (*Carya cordiformis*) — cabos de ferramentas, especialmente para machados, picaretas e marretas; escadas; móveis; artigos de madeira; famosa pelo seu uso na defumação de carnes; madeira ideal para combustível.

Maple, sugar (*Acer saccharum*) — laminados; madeira para destilação; dormentes de estrada de ferro; combustível; móveis; tábuas de assoalho, especialmente para pistas de boliche e de dança; brinquedos e outros artigos de madeira; instrumentos musicais.

Nogueira (*Juglans nigra*) — uma das mais elegantes madeiras para marcenaria nativas dos Estados Unidos continental; folhas externas de compensados utilizadas na manufatura de móveis; utilizada diretamente em cadeiras e mesas de qualidade; ideal para coronha de armas; cofres e caixões.

Olmo (*Ulmus* spp) — possui uma grã entrecruzada, sendo, portanto, difícil de rachar. Usada para bastão e arcos para barril; caixas e engradados; laminados para caixas de frutas e hortaliças e caixas redondas de queijo; partes arqueadas de móveis; acabamento interno (molduras, guarnições).

Persimmon (*Diospyros virginiana*) — cabeças de tacos de golfe; caixas e engradados; cabos de ferramentas.

Plátano (*Platanus occidentalis*) — possui grã entrecruzada. Utilizada como laminado; caixas e engradados; acabamento interno (molduras e guarnições) e painéis; barris para açúcar e farinha; partes aparentes de móveis.

Robinia (*Robinia pseudo-acacia*) — madeira usada em mineração; dormentes de estrada de ferro; postes de energia; em construção, onde durabilidade e resistência são de grande importância.

Tília (*Tilia americana*) — lâminas para compensados, usados em gavetas e outras partes ocultas de móveis; palhas de madeira utilizadas no empacotamento; caixilhos, portas e outros artigos de marcenaria; teclas de piano; caixas e engradados; cofres e caixões.

Tulipeiro (*Liriodendron tulipifera*) — lâminas para compensados, utilizados em acabamento de interior, em móveis e gabinetes; celulose; caixas e engradados; caixilhos, portas e outros trabalhos de marcenaria.

Madeiras de Coníferas

Cedar, western red (*Thuja plicata*) — principal madeira para telhas; estacas e postes; construção de barcos; construção de estufas; revestimento lateral externo da casa; caixilhos e portas; marcenaria e acabamento de interiores; cofres e caixões.

Douglas fir (*Pseudotsuga menziesii*) — as florestas do oeste dos Estados Unidos são compostas por 50% desta espécie, que fornece mais madeira do que qualquer outra espécie dos Estados Unidos. Utilizada na construção civil, incluindo laminados, que são convertidos em compensados; dormentes de estrada de ferro; madeira usada em minas; celulose; caixas e engradados; construção de barcos e navios.

Hemlock, eastern (*Tsuga canadensis*) — celulose; construções em geral; caixas e engradados, caixilhos e portas; armários de cozinha; taninos.

Pinus elliottii, pinho (*Pinus elliottii*) — celulose; madeira pesada; dormentes para estrada de ferro; laminados; resinas; caixas; cestas e caixotes.

Pinus ponderosa, pinho (*Pinus ponderosa*) — caixas e engradados; caixilhos, portas e outros trabalhos de marcenaria; construção civil; trabalhos torneados (moirões, balaústres e colunas de alpendre); postes; brinquedos; cofres e caixões.

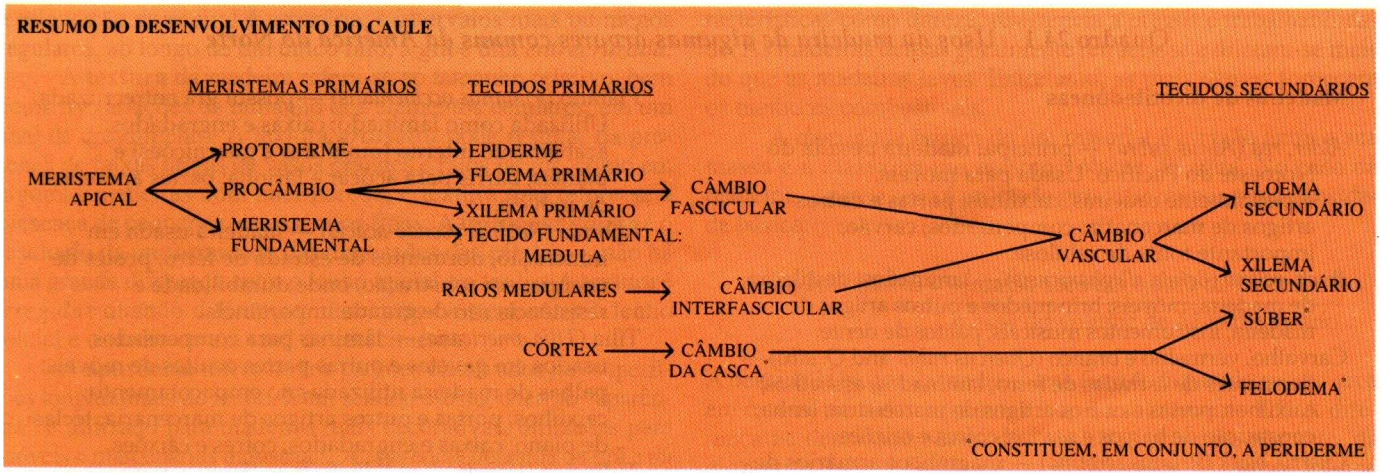
Pinus taeda, pinho (*Pinus taeda*) — acabamento de interiores, molduras e caixilhos; lambris, vigotas e contrapeso.

Pínus, pinho (*Pinus lambertiana*) — caixas e engradados; caixilho, portas e outros trabalhos de marcenaria; letreiros; teclas de piano e tubos de órgão.

Pínus, pinho (*Pinus monticola*) — fósforos; caixas e engradados; construção civil; caixilhos, portas e outros trabalhos de marcenaria; miolos para compensados, especialmente tampos de mesa.

Sequóia (*Sequoia sempervirens*) — todos os tipos de construções; construção de barcos e navios; móveis de jardim; telhas; cofres e caixões.

Spruce, red (*Picea rubens*) — seu uso mais importante é para celulose; tábuas de ressonância para instrumentos musicais; remos e pás de remo; escada; construção de barcos e navios; caixas e engradados.



24.31
Resumo do desenvolvimento de um caule de uma dicotiledônea lenhosa durante o primeiro ano de crescimento. (Compare este resumo com o do desenvolvimento de uma raiz, como mostrado na Fig. 22.25.)

epiderme. O câmbio da casca produz felema para fora e feloderma para dentro. Juntos, o felema, o câmbio da casca e a feloderma constituem a periderme. Embora a maioria das peridermes seja constituída por células arranjadas de maneira compacta, áreas isoladas, denominadas lenticelas, possuem numerosos espaços intercelulares.

A casca é constituída por todos os tecidos situados externamente ao câmbio vascular. Em raízes e caules velhos, a maior parte do floema da casca é não-funcional. Os elementos crivados possuem uma vida curta e, em geral, somente os que se formam no ano de crescimento vigente são condutores ou funcionais. Após a primeira periderme, formam-se peridermes subseqüentes, que se originam mais profundamente na casca, a partir de células parenquimáticas do floema não-funcional.

As madeiras são classificadas como *softwoods* e *hardwoods*. As denominadas *softwoods* correspondem às madeiras de coníferas, e as *hardwoods* correspondem às de dicotiledôneas ou folhosas. Se comparado com o lenho das dicotiledôneas, o das coníferas é simples, constituído de traqueídes e células parenquimáticas. Alguns contêm canais resiníferos. A madeira das dicotiledôneas pode conter uma combinação de tipos celulares diferentes: vasos, traqueídes, vários tipos de fibras e células parenquimáticas.

Camadas de crescimento que correspondem ao crescimento anual são denominadas anéis de crescimento anuais.* A diferença na densidade, entre o lenho tardio formado em um anel de crescimento e o inicial formado no anel de crescimento seguinte, torna possível a distinção entre duas camadas de crescimento. A densidade de massa e a densidade básica são bons indicadores da resistência da madeira.

Em muitas plantas, o cerne não-funcional é visivelmente distinto do alburno, funcional.

Geralmente, o lenho de reação desenvolve-se do lado inferior da região inclinada do tronco ou do galho nas coníferas, e do lado superior das regiões similares nas dicotiledôneas; estas formações geram um estiramento dos galhos ou do tronco. O lenho de reação é denominado lenho de compressão em coníferas e de lenho de tensão em dicotiledôneas.

*N.T.: Cada anel de crescimento das madeiras de região temperada corresponde ao crescimento pelo período de um ano, o que não é verdadeiro para muitas das espécies de regiões tropicais.

Sugestão para Leituras Adicionais

Core, Harold A., Wilfred A. Côté, and Arnold C. Day: *Wood Structure and Identification,* 2d ed., Syracuse University Press, Syracuse, N.Y., 1979.*

Um belo manual ilustrado sobre a estrutura da madeira, com uma chave para identificação e um glossário ilustrado.

Cutler, David F.: *Applied Plant Anatomy,* Longman Inc., New York, 1978.*

Um livro-texto interessante, contendo os fundamentos da anatomia das plantas e evidenciando alguns dos caminhos nos quais a anatomia pode ser aplicada na resolução de muitos problemas do dia-a-dia.

Cutter, Elizabeth G.: *Plant Anatomy, Part I: Cells and Tissues,* 2d ed., Addison-Wesley Publishing Co., Inc., Reading, Mass., 1978.

Uma introdução às células e tecidos das plantas, com ênfase em trabalhos experimentais.

Cutter, Elizabeth G.: *Plant Anatomy, Part II: Organs,* Addison-Wesley Publishing Co., Inc., Reading, Mass., 1971.*

Uma introdução aos órgãos das plantas e possíveis causas que levam a seu desenvolvimento.

Esau, Katherine: *Plant Anatomy,* 2d ed., John Wiley & Sons, Inc., New York, 1965.

O livro-texto padrão na área; um livro muito bem ilustrado, que aborda todos os aspectos da anatomia das plantas.

Esau, Katherine: *Anatomy of Seed Plants,* 2d ed., John Wiley & Sons, Inc., New York, 1977.

Um livro menor do que o anterior; um excelente livro-texto e de referências.

Fahn, Abraham: *Plant Anatomy,* 4th ed., Pergamon Press, Inc., Elmsford, N.Y., 1990.*

Um livro-texto bem ilustrado e atualizado, que considera todos os aspectos da anatomia das plantas.

Hoadley, R.B.: *Understanding Wood,* The Taunton Press, Newtown, Conn., 1980.

Escrito por um especialista em tecnologia da madeira; este livro ilustrado fala sobre as propriedades da madeira e como trabalhar com ela.

Metcalfe, C.R., and L. Chalk: *Anatomy of the Dicotyledons,* vol. 1, 2d ed., Clarendon Press, Oxford, England, 1979.

Anatomia taxonômica das folhas e caules, com um breve histórico sobre o assunto.

Metcalfe, C.R., and L. Chalk: *Anatomy of the Dicotyledons,* vol. 2, 2d ed., Clarendom Press, Oxford, England, 1983.

Este volume inclui uma variedade de assuntos, como estrutura da madeira, estruturas secretoras, anatomia em relação à filogenia e taxonomia, e anatomia e morfologia ecológica.

O'Brien, Terence, P., and Margaret E. McCully: *Plant Structure and Development,* Macmillan Publishing Company, New York, 1969.

Uma aproximação pictórica e fisiológica da estrutura da planta e seu desenvolvimento.

O'Brien, Terence P., and Margaret E. McCully: *The Study of Plant Structure: Principles and Selected Methods,* Termarcarphi and Pty. Ltd., Melbourne, Australia, 1981.

Um livro muito útil, que trata de métodos para o estudo da estrutura da planta, estendendo-se desde tecidos frescos até fixados, estudados sob lentes simples, de um lado, e sob o microscópio eletrônico, de outro.

Panshin, A.J., and C. De Zeeuw: *Textbook of Wood Technology,* vol. 1, 4th ed., McGraw-Hill Book Company, New York, 1980.

Uma referência técnica sobre identificação, estrutura e utilização de madeiras nativas da América do Norte.

Steeves, Taylor A., and Ian M. Sussex: *Patterns in Plant Development,* 2d ed., Prentice Hall, Inc., Englewood Cliffs, N.J., 1989.

Uma aproximação estrutural do desenvolvimento da planta, com ênfase em dados experimentais e analíticos.

White, Richard A., and William C. Dickinson (eds.): *Contemporary Problems in Plant Anatomy,* Academic Press, Inc., Orlando, Fla., 1984.

Uma coleção de textos apresentados durante um simpósio realizado na Universidade de Duke e na Universidade da Carolina do Norte, em meados de 1983, que versam sobre os problemas atuais da anatomia. O tema central de todas as contribuições é a visão da planta, seu desenvolvimento, estrutura e função como um todo.

Zimmermann, Martin H.: *Xylem Structure and the Ascent of Sap,* Springer-Verlag, New York, 1983.

Um livro agradável sobre a estrutura e função do xilema, elaborado por quem contribuiu grandemente para o nosso entendimento sobre a anatomia funcional do xilema e o movimento da seiva bruta nas plantas.

Zimmerman, Martin H., and Claude L. Brown: *Trees: Structure and Function,* Springer-Verlag, New York, 1975.

Uma discussão de como as árvores vivem, com ênfase em sua estrutura relacionada à sua função.

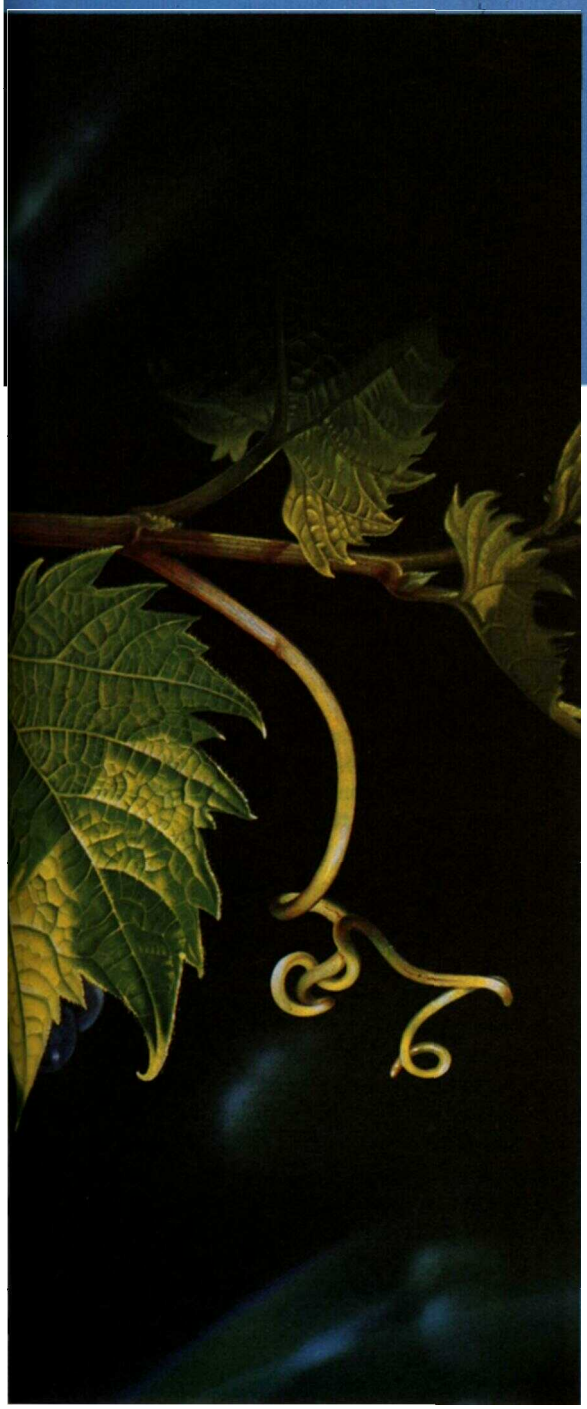
*Disponível em brochura.

SEÇÃO 5

Fisiologia das Plantas com Sementes

As folhas fotossintetizantes da videira são a principal fonte de assimilados, e seus frutos, as uvas, um dos seus principais drenos. As gavinhas da videira são caules modificados, os quais se enrolam em torno de algum objeto com o qual elas entram em contato, um fenômeno conhecido como tigmotropismo.

CAPÍTULO 25



Regulação do Crescimento e do Desenvolvimento: Os Hormônios Vegetais

Uma planta para crescer necessita de luz a partir do sol, dióxido de carbono a partir do ar, água e minerais, incluindo nitrogênio a partir do solo. Como discutido na Seção 4, a planta faz muito mais do que simplesmente aumentar sua massa e volume para crescer. Ela diferencia-se, desenvolve-se e adquire formas, formando uma variedade de células, tecidos e órgãos. Muitos dos detalhes de como estes processos são regulados não são conhecidos, mas tem-se tornado claro que o desenvolvimento normal depende da interação de vários fatores internos e externos. Os principais fatores internos que regulam o crescimento e o desenvolvimento das plantas são químicos, e eles são o tema deste capítulo. Alguns dos fatores externos como a luz, a temperatura, o comprimento do dia e a gravidade, que afetam o crescimento da planta, serão discutidos no Cap. 26.

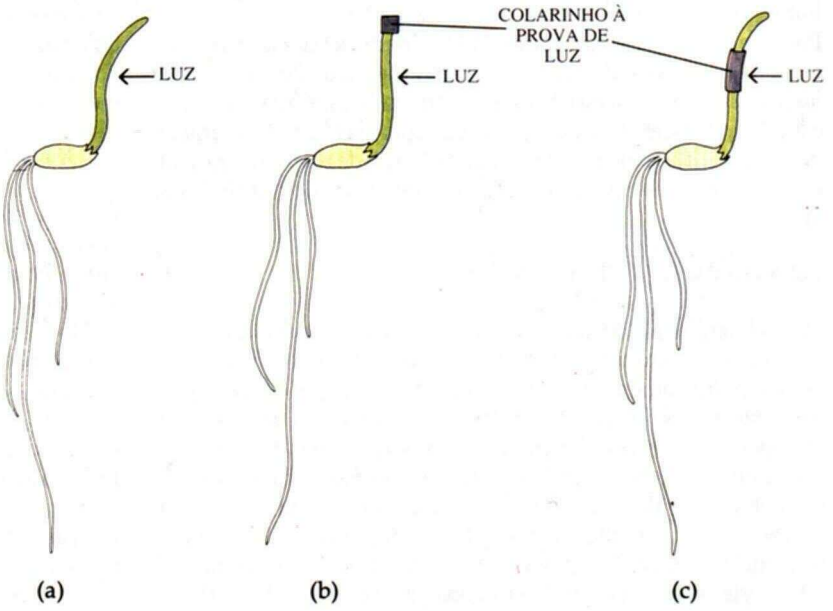
Hormônios vegetais são substâncias orgânicas que desempenham uma importante função na regulação do crescimento. Alguns hormônios são produzidos em um tecido e transportados para outro tecido, onde eles produzem respostas fisiológicas específicas; outros atuam dentro do mesmo tecido onde são produzidos. Hormônios são ativos em quantidades muito pequenas. No sistema caulinar de um ananaseiro (*Ananas comosus*), por exemplo, existem somente 6 microgramas de ácido indol-acético, um hormônio vegetal comum, por quilograma de material vegetal. Um fisiologista vegetal empreendedor calculou que o peso de um hormônio em relação ao do sistema caulinar é comparável ao peso de uma agulha em 20 toneladas de feno.

A palavra **hormônio** vem a partir do termo grego *horman,* que significa "excitar". Entretanto, está claro agora que alguns hormônios têm influência inibitória. Assim, antes de pensar nos hormônios como estimuladores, é mais vantajoso considerá-los como reguladores químicos. Este termo também necessita de qualificação, porque a resposta a um regulador específico depende não somente de sua estrutura química, mas também de como ele é "percebido" pelo tecido alvo, ou seja, o mesmo hormônio pode desencadear diferentes respostas em tecidos diferentes ou em épocas distintas do desenvolvimento de um mesmo tecido.

Cinco grupos, ou classes, de hormônios vegetais são geralmente reconhecidos: auxinas, citocininas, etileno, ácido abscísico e giberelinas (Quadro 25.1). A discussão que se segue ini-

Quadro 25.1 *Hormônios vegetais: sua natureza, ocorrência e seus efeitos*

Hormônio	Natureza	Local da Biossíntese	Transporte	Efeitos
Auxina	Ácido 3-indol -acético é a única auxina de ocorrência natural conhecida. É sintetizado primariamente a partir do triptofano	Primariamente nos primórdios foliares e folhas jovens e nas sementes em desenvolvimento	AIA é transportado de célula a célula. O transporte é unidirecional (polar)	Dominância apical; respostas trópicas, diferenciação do tecido vascular; promoção da atividade cambial; indução de raízes adventícias em estacas; inibição da abscisão de folhas e frutos; estimulação da síntese do etileno; inibição ou promoção (em ananás) do florescimento; estimulação do desenvolvimento do fruto
Citocininas	Derivada da N^6-adenina, compostos feniluréia. A zeatina é a citocinina mais comum nas plantas.	Primariamente no ápice radicular	As citocininas são transportadas via xilema a partir das raízes para o sistema	Divisão celular; promoção da formação de sistemas caulinares em cultura de tecidos; atrasa a caulinar senescência foliar; a aplicação de citocinina pode causar a liberação da dominância apical em gemas laterais
Etileno	O gás etileno (C_2H_4) é sintetizado a partir da metionina. Ele é o único hidrocarboneto com efeito pronunciado sobre as plantas	Em muitos tecidos em resposta ao estresse, especialmente em tecidos submetidos a senescência ou amadurecimento	Sendo um gás, o etileno move-se por difusão do seu local de síntese	Amadurecimento de frutos (especialmente em frutos climatéricos, tais como maçãs, bananas e abacates); senescência das folhas e flores; abscisão das folhas e frutos
Ácido Abscísico	"Ácido abscísico" é um termo próprio para este composto, devido a seu pequeno efeito na abscisão; ele é sintetizado a partir do ácido mevalônico	Em folhas maduras, especialmente em resposta ao estresse hídrico. Pode ser sintetizado em sementes	ABA é exportado a partir das folhas pelo floema	Fechamento dos estômatos; indução do transporte de fotossintetizados das folhas para as sementes em desenvolvimento; indução da síntese de proteínas de reserva em sementes; embriogênese; pode afetar a indução e manutenção da dormência em sementes e gemas de certas espécies
Giberelinas	Ácido giberélico (GA_3) é produto de um fungo, com alta disponibilidade. GA_1 é provavelmente a giberelina mais importante nas plantas. GAs são sintetizados a partir do ácido mevalônico	Em tecidos jovens do sistema caulinar e sementes em desenvolvimento. É incerto se sua síntese também ocorre nas raízes	GAs são provavelmente transportados pelo xilema e floema	Hiperalongamento do sistema caulinar através da estimulação da divisão e do alongamento celular; produz plantas altas em oposição ao nanismo; promove a indução da germinação em sementes; estimula o florescimento em plantas de dia longo e bienais; regula a produção de enzimas nas sementes de cereais



25.1
O experimento de Darwin. (a) *Plântulas inclinam-se normalmente em direção à luz.* (b) *Quando o ápice da plântula foi protegido por um colarinho à prova de luz, o encurvamento não ocorreu. (O encurvamento ocorreu quando o ápice da plântula foi protegido com um colarinho transparente.)* (c) *Quando um colarinho à prova de luz foi colocado abaixo do ápice, ocorreram as respostas características da luz. A partir destes experimentos, Darwin concluiu que, em resposta à luz, uma "influência", que causa a curvatura, é transmitida a partir do ápice da plântula para a área abaixo, onde a curvatura normalmente ocorre.*

cia-se com a auxina, porque ela foi a primeira substância identificada como um hormônio vegetal.

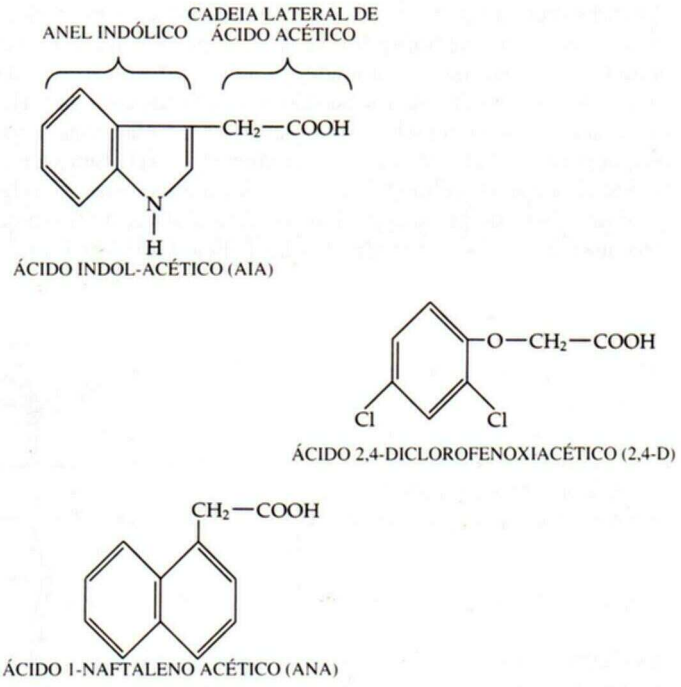
Auxina

Alguns dos primeiros experimentos publicados sobre substâncias reguladoras do crescimento foram realizados por Charles Darwin e seu filho Francis e foram relatados no livro *The Power of Movement in Plants,* publicado em 1881. Os Darwins fizeram as primeiras observações sistemáticas sobre a inclinação ou encurvamento das plantas em direção à luz (fototropismo; ver Cap. 26) usando plântulas de alpiste (*Phalaris canariensis*) e aveia (*Avena sativa*). Eles observaram que se cobrissem a porção superior do coleoptile (a bainha, estrutura protetora que envolve a gema em plântulas de gramíneas) com um cilindro delgado de metal ou um tubo oco de vidro escurecido (ou um eixo oco escurecido) e iluminassem a planta lateralmente, a inclinação não ocorria (Fig. 25.1). Se, entretanto, a ponta fosse circundada com um tubo de vidro transparente (ou eixo), a inclinação ocorria. A partir destes experimentos os Darwins concluíram que "quando as plântulas são livremente expostas a uma luz lateral, alguma influência é transmitida da parte superior para a parte inferior, causando o encurvamento desta última".

Em 1926, o fisiologista vegetal Frits W. Went foi bem-sucedido no isolamento desta "influência" a partir da extremidade do coleoptile de plântulas de aveia. Went denominou esta substância química como **auxina,** do grego *auxein,* significando "aumentar".

Como pode ser visto na Fig. 25.2, a auxina natural, a qual é chamada de ácido indol-acético (abreviada AIA), assemelha-se ao aminoácido triptofano (ver Fig. 3.15c). O triptofano é o precursor do AIA. Apesar de se conhecerem quatro caminhos diferentes para a biossíntese do AIA, cada um é originário do triptofano. Auxinas são produzidas na extremidade do coleoptile de gramíneas e no ápice dos sistemas caulinares. Ainda que AIA tenha sido encontrado na extremidade das raízes, a maior parte das evidências indica que ele não é produzido neste local, mas sim transportado através do cilindro vascular. Ele é sintetizado nos primórdios foliares e folhas jovens e é também encontrado em flores, frutos e sementes.

Logo após a descoberta da auxina e do reconhecimento de sua função na estimulação do alongamento celular, o seu efeito



25.2
Ácido indol-acético (AIA) é a única auxina conhecida ocorrendo naturalmente. Ácido diclorofenoxiacético (2,4-D), uma auxina sintética, é largamente usado como um herbicida. Ácido naftaleno acético (ANA), outra auxina sintética, é comumente empregado para induzir a formação de raízes adventícias em estacas e para reduzir a queda de frutos em cultivos comerciais. As auxinas sintéticas, diferentemente do AIA, não são facilmente quebradas pelas enzimas naturais das plantas e microorganismos e, portanto, são mais convenientes do que AIA para utilização comercial.

inibitório sobre o crescimento das gemas laterais foi descoberto. Por exemplo, quando a extremidade da parte aérea de uma planta de feijão (*Phaseolus vulgaris*) é removida, as gemas laterais iniciam seu crescimento. Entretanto, quando uma auxina é aplicada à superfície do corte, o crescimento das gemas laterais é inibido. A influência inibitória da extremidade da parte aérea ou gema apical sobre as gemas laterais é chamada de **dominância apical.**

TRANSPORTE DAS AUXINAS

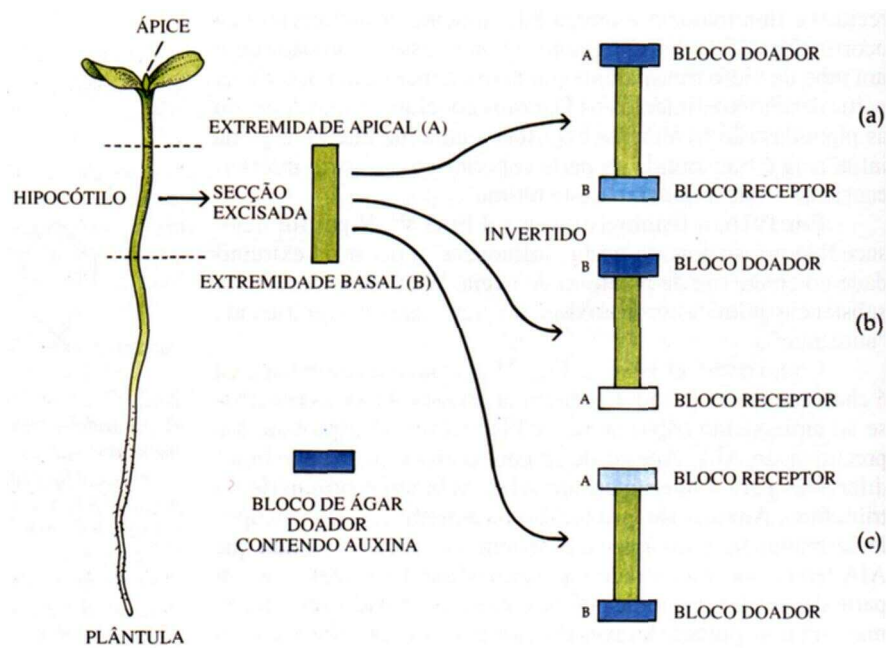
O movimento das auxinas tanto em sistemas caulinares como em raízes é lento, em torno de um centímetro por hora. Seu transporte é **polar,** ou unidirecional (Fig. 25.3): sempre em direção à base (basípeto) nos caules e folhas e em direção à extremidade (acrópeto) nas raízes. Em contraste com o movimento de açúcares e outros solutos, a auxina não é transportada através dos vasos condutores do floema e xilema, mas através das células do parênquima do floema e células do parênquima que circundam o tecido vascular. Em plantas com crescimento secundário o transporte de auxinas também ocorre através das células da região do câmbio vascular.

Embora se acredite que as auxinas se movimentem por simples difusão dentro das células, o mecanismo de transporte das auxinas é ativo e requer energia metabólica para sua realização. Além disso, o transporte de auxinas pode ocorrer em tecidos nos quais os plasmodesmas tenham sido rompidos por plasmólise, indicando que as auxinas movem-se de célula para célula por transporte através da membrana plasmática e entre as paredes celulares mais do que através dos plasmodesmas. Um modelo para o mecanismo de transporte de auxinas propõe que a auxina entra na célula na sua extremidade apical por difusão através da membrana plasmática na forma não ionizada (designada AH). Quando uma molécula AH entra no citoplasma, ela torna-se ionizada para A^- e H^+, mantendo o gradiente de AH. Junto à extremidade basal da célula um carregador protéico específico ligado ao efluxo de prótons medeia, de forma ativa, o efluxo de íons auxina através da membrana plasmática. Uma vez fora do citoplasma e liberada pelo carregador, a auxina ionizada pode adquirir um próton, e o AH pode entrar novamente na próxima célula por difusão através da membrana plasmática. Deste modo, a auxina move-se de célula para célula ao longo de uma fila linear.

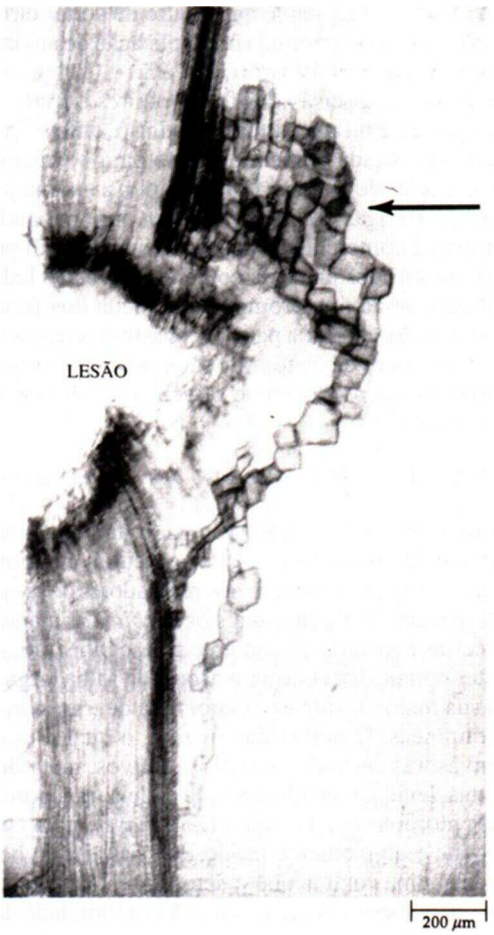
AUXINAS E A DIFERENCIAÇÃO CELULAR

O gradiente de auxinas causado pelo transporte basípeto influencia a diferenciação do tecido vascular no sistema caulinar em crescimento. Por exemplo, quando um caule de pepino (*Cucumis sativus*), ou alguma outra dicotiledônea herbácea, é lesado de modo a remover porções dos feixes vasculares, novos tecidos vasculares serão formados a partir de células da medula, indo conectar os feixes cortados. Contudo, se as folhas e gemas acima da região lesada são removidas, a formação de novas células é retardada. Com a adição de AIA ao caule exatamente acima da lesão, novos tecidos vasculares começam a se formar (Fig. 25.4). Auxinas, similarmente, desempenham uma importante função na ligação entre os traços vasculares das folhas em desenvolvimento e os feixes dos caules.

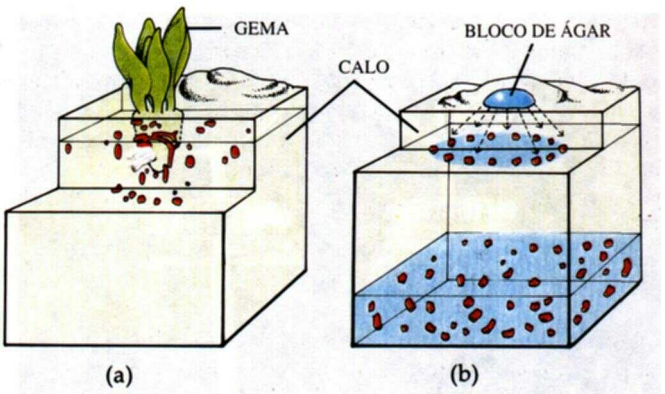
Efeitos semelhantes são encontrados em calos. (Um *calo* é uma massa de células indiferenciada que se forma quando a planta é lesada ou quando células isoladas crescem em meio de cultura.) Por exemplo, Ralph H. Wetmore e colaboradores conduziram uma série de experimentos nos quais gemas foliares eram enxertadas sobre a superfície de blocos de calos, obtidos a partir da medula de lilases (*Syringa*). Em 10 dias, as gemas irromperam e iniciaram o crescimento. Abaixo das gemas em crescimento, surgiram nódulos celulares em divisão e, dentro destes nódulos, elementos de xilema diferenciam-se (Fig. 25.5a). Em uma segunda série de experimentos, blocos de ágar contendo auxina e sacarose foram substituídos pelas gemas. Agora anéis nodulares aparecem contendo xilema e floema (Fig. 25.5b). A uma concentração fixa de auxina, um aumento na concentração de sacarose resulta em um aumento na quantidade de tecido de floema produzido. Já a uma concentração fixa de sacarose, um aumento na concentração de auxinas leva a um aumento no diâmetro dos anéis de nódulos. Aparentemente, tanto a ocorrência de diferen-



25.3
Características do transporte polar de auxinas em caules, aqui representado por um segmento do hipocótilo de uma plântula. (a) *A auxina aplicada à extremidade apical do hipocótilo é transportada para um bloco de ágar na extremidade basal do segmento;* (b) *se o segmento é invertido, o transporte não ocorre;* (c) *o transporte pode ocorrer contra um gradiente de concentração ao longo do segmento.*



25.4
Uma vista longitudinal da regeneração (seta) do tecido vascular (xilema), em torno de uma lesão com sete dias em um entrenó jovem de pepino (Cucumis sativus) *do qual folhas e gemas foram removidas. AIA (0,1% em lanolina) foi aplicado à extremidade superior do entrenó imediatamente após o ferimento. A fotografia mostra um padrão típico de diferenciação do xilema induzido pelo movimento polar basípeto da auxina.*



25.5
Indução da diferenciação do tecido vascular em blocos de calos de lilases. (a) *Uma gema foliar em crescimento inserida em um bloco de calos induz a diferenciação de elementos do xilema nos nódulos;* (b) *um bloco de ágar contendo auxina e sacarose situado no topo do bloco de calos induz a formação de nódulos contendo xilema e floema. Em* (b) *o meio de cultura também continha auxina e sacarose, e, por isso, a diferenciação do tecido vascular ocorria em relação a ambas as fontes destas substâncias.*

ciação como seu padrão foram controlados pelos gradientes de concentrações de auxina e sacarose.

Em experimentos subseqüentes com calos derivados de feijão (*Phaseolus vulgaris*), encontrou-se que, quando somente auxinas eram usadas, ocorria apenas a diferenciação de xilema. Quando um tratamento com auxina por uma semana era seguido por um tratamento de duas semanas com sacarose, nódulos contendo xilema e floema eram formados, mas um tratamento de uma semana com sacarose seguido de um tratamento de duas semanas com auxina resultou apenas na diferenciação do xilema. A partir destes resultados concluiu-se que a divisão celular é um pré-requisito para a diferenciação. Aparentemente o tratamento inicial com auxina estimulou a divisão celular, e o tratamento subseqüente com sacarose, junto com a auxina residual, promoveu a diferenciação.

Estudos recentes com células de mesófilo foliar de *Zinnia elegans* mostraram que a diferenciação dos elementos do xilema requerem tanto auxinas como citocininas. Significativamente, muitas células isoladas diferenciaram-se diretamente em traqueídeos sem síntese prévia de DNA ou citocinese, excluindo assim a necessidade da divisão como um pré-requisito para a diferenciação. Os resultados de todos estes estudos ilustraram uma sutil função dos reguladores de crescimento e também chamam a atenção para o fato crítico de que os reguladores de crescimento *nunca* atuam sozinhos, isto é, eles atuam de acordo com outros fatores internos como açúcares e outros reguladores de crescimento vegetal.

AUXINAS E O CÂMBIO VASCULAR

Em plantas lenhosas a auxina promove a atividade do câmbio vascular. Com o desenvolvimento e a retomada de crescimento das gemas na primavera, a auxina move-se na direção descendente do caule e estimula a divisão das células cambiais, formando assim o tecido vascular secundário.

AUXINA E O CRESCIMENTO RADICULAR

A primeira aplicação prática da auxina envolveu seu efeito promotor sobre a formação de raízes adventícias em estacas (Fig. 25.6). O enraizamento de estacas através da utilização de auxinas é uma prática comercialmente importante, especialmente para a propagação de espécies lenhosas. (A aplicação de uma alta concentração de auxina sobre raízes que já estejam crescendo geralmente inibe seu crescimento.)

AUXINA E O CRESCIMENTO DOS FRUTOS

A auxina promove o crescimento de muitos frutos. Normalmente se as flores não são polinizadas e a fertilização não acontece, o fruto não se desenvolve. Entretanto, em algumas plantas a fertilização do óvulo é suficiente para o desenvolvimento normal do fruto, mas em outras, como a maçã e o melão, os quais têm muitas sementes, várias delas devem ser fertilizadas para que a parede do ovário mature e torne-se suculenta. O tratamento da parte feminina da flor (carpelos) de algumas espécies com auxina possibilita a produção de frutos partenocárpicos (do grego *parthenos*, "virgem, casto"), que é o fruto produzido sem fertilização — como por exemplo tomates, pepinos e berinjelas sem

25.6
Uma haste foliar de violeta africana foi colocada em uma solução contendo ácido naftaleno acético, uma auxina sintética, 10 dias antes de ser fotografada (à esquerda). A haste foliar localizada à direita foi mantida em água pura. Note o crescimento das raízes adventícias sobre a haste foliar tratada com hormônios.

sementes. Entretanto, em muitos destes frutos sem semente óvulos imaturos continuam existindo.

Sementes em desenvolvimento são uma fonte de auxinas. Se durante o desenvolvimento de frutos múltiplos como o morango (*Fragaria ananassa*), por exemplo, todas as sementes são removidas, o receptáculo interrompe totalmente o seu crescimento. Experimentos com morangos demonstram que a permanência de somente parte das sementes no fruto permite o desenvolvimento parcial do mesmo nesta região. Se auxina é aplicada a um receptáculo totalmente sem sementes, o crescimento continua de forma normal (Fig. 25.7).

AUXINAS E O CONTROLE DA ABSCISÃO

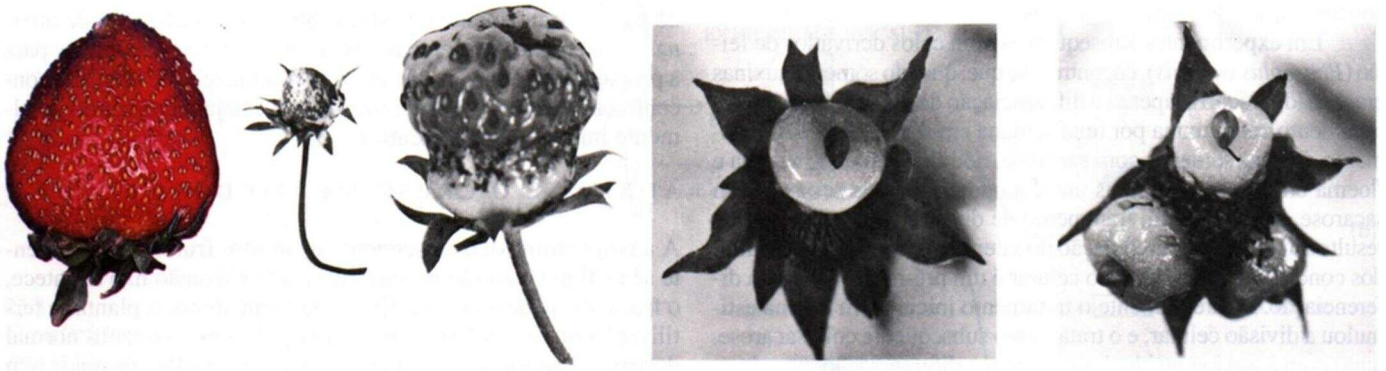
Abscisão — a queda de folhas ou outras partes da planta — tem sido correlacionada, entre outros fatores, com uma baixa produção de auxina nas folhas; sendo que dentro de certas circunstâncias a abscisão pode ser prevenida pela aplicação de auxinas. (Ver discussão sobre abscisão foliar no Cap. 23.)

O controle da abscisão das folhas, flores e frutos é extremamente importante na agricultura. Auxina (e etileno, discutido adiante) tem sido usada comercialmente para o tratamento de numerosas espécies de plantas. Por exemplo, a auxina previne a queda de folhas e bagas de *Ilex aquifolium,* minimizando assim a perda durante a comercialização. A auxina também previne a queda de frutos cítricos antes da colheita. Por outro lado, grandes quantidades de auxina promovem a queda dos frutos. Portanto, a auxina pode ser usada para o desbaste dos frutos (ou seja, para reduzir o número de frutos que são retidos pela planta até o amadurecimento) na produção de oliveiras, macieiras e outras espécies frutíferas.

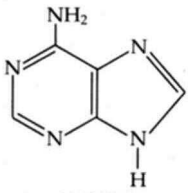
AUXINA E O CONTROLE DAS INVASORAS

Auxinas sintéticas como o 2,4-D têm sido amplamente usadas para o controle de invasoras em solos agricultáveis. Em termos econômicos, este é o principal uso dos reguladores de crescimento vegetal. Os mecanismos pelos quais os *herbicidas* mantêm seletivamente certas invasoras geralmente é desconhecido. A seletividade destes compostos contra invasoras de folha larga deve-se em parte à sua maior absorção e maior taxa de transporte em relação às gramíneas. O herbicida atrazine, o qual é usado para erradicar invasoras em milho e outros cultivos, mata muitos tipos de plantas devido a um bloqueio na cadeia transportadora de elétrons nos cloroplastos. O milho (*Zea mays*), uma cultura na qual o atrazine é amplamente usado, é resistente ao herbicida, porque contém uma enzima que o detoxifica. (Ver mais adiante para discussão do herbicida glifosate.) A continuidade do uso de herbicidas dependerá de numerosos fatores, incluindo custo/efetividade e potencial ou real dano à saúde humana.

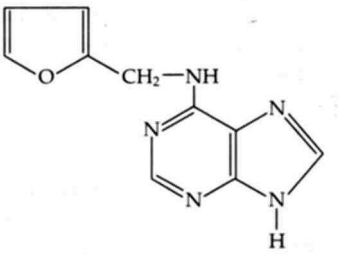
Atenção considerável tem sido dada ao agente laranja, um herbicida comumente utilizado como desfolhante durante a Guerra do Vietnã. O agente laranja é uma mistura de ésteres *n*-butil 2,4-D e 2,4,5-T, outra auxina sintética. Ele também contém a dioxina 2,3,7,8 TCDD, um contaminante do 2,4,5-T que se demonstrou experimentalmente tóxico para animais e para o homem. Em seres humanos, 2,3,7,8-TCDD causa "cloracne", uma lesão grave na pele que usualmente ocorre na cabeça e nas par-



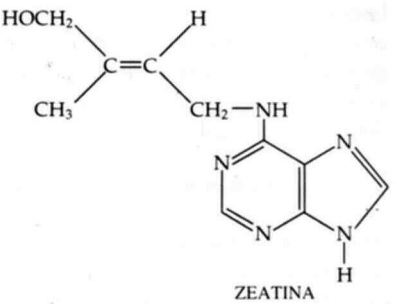
25.7
(a) *Morango normal* (Fragaria ananassa). (b) *Morango a partir do qual todas as sementes em desenvolvimento foram removidas.* (c) *Morango no qual três fileiras horizontais de sementes foram deixadas.* (d) *Crescimento induzido por uma semente em desenvolvimento.* (e) *Crescimento induzido por três sementes em desenvolvimento. Se uma pasta contendo auxina é aplicada a um morango a partir do qual as sementes foram removidas, o morango crescerá normalmente.*



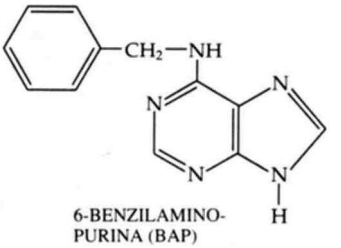
ADENINA



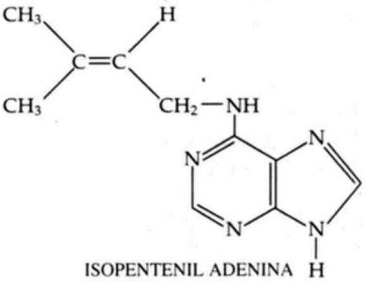
CINETINA



ZEATINA



6-BENZILAMINO-PURINA (BAP)



ISOPENTENIL ADENINA (i^6 ADE)

25.8
Note a similaridade entre a purina adenina e estas quatro citocininas. Cinetina e benzilaminopurina (BAP) são citocininas sintéticas comumente utilizadas. A zeatina e i^6 Ade têm sido isoladas a partir de plantas.

tes superiores do corpo. Evidências positivas de estudos com animais indicam que, provavelmente, o 2,3,7,8-TCDD é carcinogênico para os seres humanos. A fabricação e o uso do 2,4,5-T foi proibida nos Estados Unidos.*

Citocininas

Em 1941, Johannes van Overbeek descobriu que a água de coco (*Cocos nucifera*), que é o endosperma líquido, continha um potente fator de crescimento diferente de qualquer outro conhecido naquela época. Este fator, ou fatores, acelerava grandemente o desenvolvimento de embriões nas plantas e promovia o crescimento de tecidos e células isolados *in vitro*. A descoberta de van Overbeek teve dois efeitos: estimulou o estudo de tecidos vegetais isolados e lançou a pesquisa de outros grupos de reguladores de crescimento vegetal.

O meio básico para a cultura de tecidos de células vegetais contém açúcar, vitaminas e vários sais. No início da década de 50, Folke Skoog e colaboradores mostraram que um segmento de caule de uma planta de tabaco (*Nicotiana tabacum*) cresceu inicialmente naquele meio de cultura, mas este crescimento foi lento e posteriormente parou. Aparentemente algum estímulo de crescimento presente, originalmente nos caules de tabaco, foi consumido. A adição de AIA ao meio de cultura não causou nenhum efeito. Entretanto, quando se adicionou água de coco ao meio de cultura, as células começaram a dividir-se e o crescimento do caule de tabaco foi retomado.

Skoog e colaboradores iniciaram uma busca intensa para identificar o fator de crescimento existente na água de coco. Após muitos anos de esforços eles obtiveram êxito ao produzir um fator de crescimento mil vezes purificado, porém este não pode ser isolado. Alterando o rumo das pesquisas, eles testaram diversas substâncias contendo purinas — principalmente ácidos nucléicos — na esperança de encontrar uma nova fonte de substâncias. Isto levou Carlos D. Miller, um então colega de pós-doutorado do laboratório de Skoog, à descoberta de que o produto da degradação de material contendo DNA era altamente ativo na promoção da divisão celular.

Subseqüentemente, Miller, Skoog e colaboradores obtiveram sucesso ao isolar o fator de crescimento a partir de preparações de DNA e identificar a sua natureza química. Eles chamaram esta substância química de "cinetina" e denominaram o grupo de reguladores de crescimento ao qual ela pertence de **citocininas,** devido ao envolvimento das citocininas na citocinese ou divisão celular. Como mostrado na Fig. 25.8, a cinetina assemelha-se à base púrica adenina, que foi a pista que levou à sua descoberta. A cinetina, que provavelmente não ocorre naturalmente em plantas, tem uma estrutura relativamente simples, e os bioquímicos foram capazes em sintetizar numerosos compostos relacionados que se comportavam como citocininas. Finalmente uma citocinina natural foi isolada a partir do endosperma do milho (*Zea mays*), denominada *zeatina,* que é a citocinina de ocorrência natural mais ativa.

As citocininas têm sido isoladas a partir de diferentes espécies de plantas com sementes, onde são encontradas, principalmente, em tecidos em divisão ativa, incluindo sementes, frutos, folhas e pontas de raízes. Elas também têm sido encontradas em exsudados de seiva — a seiva que goteja de cortes de podas, rachaduras e outros ferimentos em muitos tipos de plantas. Citocininas também têm sido identificadas em duas plantas vasculares sem sementes: *Equisetum arvense* e *Dryopteris crassirhizoma.*

Embora aplicações práticas de citocininas não sejam tão extensivas quanto as das auxinas, elas têm sido importantes nas pesquisas sobre o desenvolvimento vegetal. As citocininas são

*N.T.: Segundo a Legislação Brasileira de Agrotóxicos, a fabricação e comercialização do 2,4,5-T (agente laranja) são proibidas no Brasil.

básicas para métodos de cultura de tecidos e são extremamente importantes para biotecnologia (ver adiante). O tratamento de gemas laterais com citocininas freqüentemente causa o seu crescimento, mesmo na presença de auxinas, modificando assim a dominância apical.

CITOCININAS E A DIVISÃO CELULAR

Aparentemente uma célula vegetal indiferenciada tem dois caminhos possíveis para seguir: aumentar, dividir-se, aumentar e dividir-se novamente ou, sem sofrer divisão, ela pode alongar-se. A célula que se divide repetidamente permanece indiferenciada ou meristemática, enquanto que células que se alongam diferenciam-se. Em estudos com tecidos de caules de tabaco a adição de AIA ao meio de cultura produz uma rápida expansão celular, formando células gigantes. A cinetina sozinha tem pouco ou nenhum efeito, mas a presença de AIA e cinetina resulta numa rápida divisão celular, com a formação de um grande número de células relativamente pequenas. Em outras palavras, as células permanecem meristemáticas na presença de ambos, cinetina e AIA.

CITOCININAS E A FORMAÇÃO DE ÓRGÃOS EM CULTURA DE TECIDOS

Na presença de alta concentração de auxinas, tecidos de calos freqüentemente dão origem a raízes organizadas. Em calos provenientes de medula de tabaco, concentrações relativas de auxinas e citocininas determinam se raízes ou gemas são formadas. Com altas concentrações de cinetina gemas são formadas; e quando as duas estão presentes em concentrações aproximadamente iguais, os calos continuam a produzir células indiferenciadas (Fig. 25.9).

CITOCININAS E A SENESCÊNCIA FOLIAR

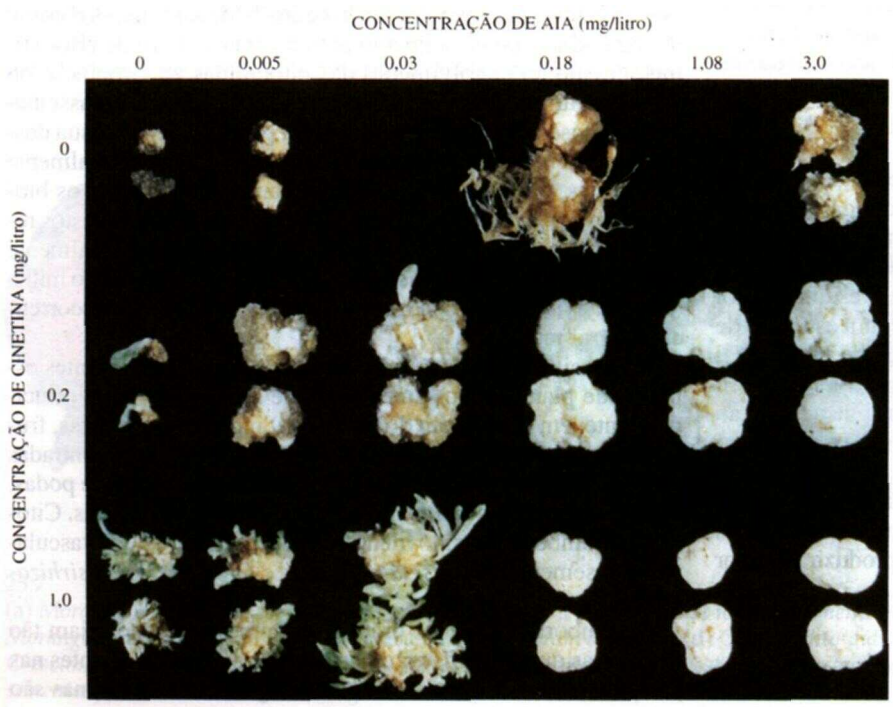
Em muitas espécies de plantas, as folhas tornam-se amarelas logo que elas são removidas da planta. Este amarelecimento, que é devido à perda de clorofila, pode ser retardado por citocininas. Por exemplo, quando folhas excisadas de *Xanthium strumarium* são colocadas em água pura, tornam-se amarelas em torno de 10 dias. Com cinetina (10 mg/L) presente na água, a cor verde e aparência fresca das folhas são mantidas. Se uma folha excisada é pulverizada parcialmente com uma solução contendo cinetina, as partes pulverizadas permanecerão verdes, enquanto o resto da folha se tornará amarelo. Além do mais, se uma folha é pulverizada com citocinina contendo aminoácidos radiativamente marcados, pode-se mostrar que aminoácidos de outras partes da folha migram para a área tratada com citocinina.

Uma interpretação da senescência foliar é de que as citocininas são limitantes em folhas destacadas. Esta interpretação conduz a uma importante questão ainda não respondida, a respeito dos sítios de produção de citocininas dentro das plantas. Como mencionado anteriormente, as citocininas são mais abundantes nas sementes, frutos, folhas e pontas de raízes, dividindo-se ativamente. Isto não evidencia, entretanto, que as citocininas sejam sintetizadas nestes órgãos, pois é possível que as citocininas sejam transportadas a partir de outros sítios. Com base em várias evidências, as pontas de raízes estão provavelmente envolvidas na síntese de citocininas. É amplamente aceito que as citocininas sintetizadas nas pontas das raízes são transportadas através do xilema para as outras partes da planta.

Etileno

O efeito do etileno sobre as plantas foi conhecido muito antes da descoberta da auxina. A história "botânica" do **etileno,** um simples hidrocarboneto ($H_2C{=}CH_2$), remonta ao século 19, quando as ruas das cidades eram iluminadas com lâmpadas que queimavam gás. Na Alemanha descobriu-se que o vazamento em um conduto de gás havia causado a desfolha de árvores ao longo das ruas.

Em 1901, Dimitry Neljubov demonstrou que o etileno era o componente mais ativo no gás de iluminação. Ele observou que



25.9
O efeito de concentrações crescentes de AIA e diferentes níveis de cinetina sobre o crescimento e a formação de órgãos em calos de tabaco cultivados em ágar e nutrientes. Note que ocorre um crescimento muito pequeno sem a adição de AIA ou cinetina (topo à esquerda). Altos níveis de AIA isoladamente promovem a formação de raízes, enquanto que reprimem a formação de gemas quando usados sozinhos ou em combinação com a cinetina. Altos níveis de cinetina foram mais efetivos do que baixos níveis na promoção do desenvolvimento de gemas, mas ambos os níveis de cinetina foram muito altos na promoção do crescimento radicular.

a exposição de plântulas de ervilha a este gás provocava o crescimento horizontal dos caules. Quando os componentes gasosos presentes no gás de iluminação foram testados individualmente para a avaliação dos seus resultados, todos foram inativos, exceto o etileno, o qual era ativo a concentrações tão baixas como 0,06 parte por milhão (ppm) no ar. A descoberta de Neljubov levou à compreensão de que o etileno exerce influência importante sobre muitos, se não todos, os aspectos do crescimento e desenvolvimento das plantas, incluindo a maturação dos frutos, abscisão e senescência foliar.

A biossíntese do etileno tem início com o aminoácido metionina, que reage com o ATP para formar um composto conhecido como S-adenosil metionina, ou SAM (Fig. 25.10). A seguir SAM é separado em dois diferentes compostos, um dos quais é chamado de ACC (1-aminociclopropano-1-ácido carboxílico). Enzimas do tonoplasto convertem o ACC em etileno, CO_2 e íon amônio. Aparentemente a formação do ACC constitui a etapa que é afetada por tratamentos com alta concentração de auxinas, ferimentos, os quais estimulam a produção de etileno.

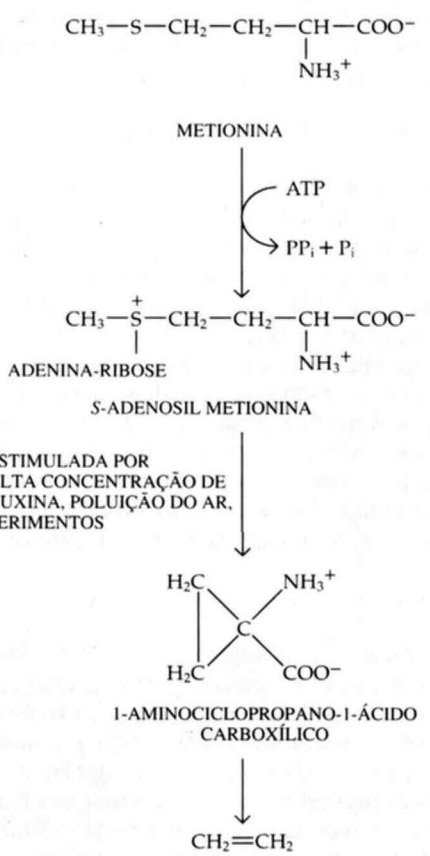
ETILENO E O AMADURECIMENTO DOS FRUTOS

O amadurecimento dos frutos envolve numerosas transformações. Em frutos carnosos, a clorofila é degradada e outros pigmentos podem formar-se, alterando assim a coloração dos frutos. Simultaneamente, a parte carnosa do fruto amolece como resultado da digestão enzimática da pectina, o componente principal da lamela média da parede celular. Durante este mesmo período, amido, ácidos orgânicos e óleos, como no caso do abacate (*Persea americana*), são metabolizados em açúcares. Como conseqüência destas transformações, os frutos tornam-se visíveis e saborosos, deste modo tornando-se atrativos para os animais que se alimentam dos frutos e então disseminam as sementes.

Durante o amadurecimento de muitos frutos — incluindo tomate, abacate e frutos pomo, tais como maçãs e peras — há um grande aumento na respiração celular evidenciado por um aumento na absorção de oxigênio. Esta fase é conhecida como **climatério,** e tais frutos são chamados de frutos climatéricos. (Frutos que mostram um declínio constante ou gradual no amadurecimento, como os frutos cítricos, uvas e morangos são chamados de frutos não-climatéricos.)

No início do século, muitos produtores melhoravam a cor e doçura de seus frutos cítricos através da prática da "cura" em uma sala com aquecedor a querosene. Acreditava-se que o calor do aquecedor amadurecia os frutos. Os produtores mais ambiciosos, que instalaram equipamentos de aquecimento mais modernos, constataram com tristeza que isso não era verdade. Conforme demonstraram os experimentos posteriores, o fator responsável pela maturação era o produto da combustão incompleta do querosene. O produto da combustão mais ativo foi o etileno. Valores tão baixos como 1 ppm de etileno no ar irão acelerar o início do amadurecimento nos frutos climatéricos.

O efeito do etileno sobre o amadurecimento dos frutos tem importância agrícola. O principal uso é na promoção do amadurecimento de tomates que são colhidos verdes e armazenados na ausência do etileno, até o momento da comercialização. O etileno também é utilizado para acelerar o amadurecimento em uvas e nozes.



25.10
Biossíntese do etileno a partir da metionina, que serve como uma precursora do etileno em todos os tecidos de plantas superiores. 1-Aminociclopropano-1-ácido carboxílico é o precursor imediato do etileno.

ETILENO E A ABSCISÃO

O etileno promove a abscisão de folhas, flores e frutos em muitas espécies de plantas. Nas folhas, o etileno presumivelmente desencadeia a atividade de enzimas que causam a dissolução da parede celular associada com a abscisão. O etileno é usado comercialmente para promover o afrouxamento do fruto em cerejas, uvas, amoras pretas e *blueberries,* tornando assim possível a colheita mecânica. Ele é também usado como um agente de desbaste de frutos em pomares comerciais de ameixa e pêssegos.

ETILENO E A EXPRESSÃO DO SEXO

O etileno parece desempenhar uma função importante na determinação do sexo das flores em algumas plantas monóicas (plantas que têm flores masculinas e femininas sobre o mesmo indivíduo). Em pepinos (família Curcubitaceae; pepino e aboboreira), por exemplo, altos níveis de giberelinas (ver adiante) estão associados com maior presença de flores masculinas, e tratamentos com etileno alteram a expressão do sexo formando mais flores femininas. Em estudos com pepino (*Cucumis sativus*), botões florais femininos liberam maior quantidade de etileno do que os masculinos. Além disso, pepinos cultivados em períodos de luz curtos ou em condições de dias curtos, que promovem maior feminilidade, desprendem mais etileno do que aqueles que crescem sob dias longos (ver Cap. 26). Conseqüentemente, em cucurbitáceas, o etileno aparentemente participa da regulação da

expressão do sexo, e está associado com o aumento da feminilidade.

Ácido Abscísico

Em certos períodos, a sobrevivência das plantas depende de sua habilidade em restringir seu crescimento ou sua atividade reprodutiva. Em 1949, Paul F. Wareing descobriu que gemas dormentes de batata e freixo continham grande quantidade de um inibidor de crescimento, o qual ele denominou de *dormina*. Durante a década de 1960, Frederick T. Addicott relatou a descoberta, em folhas e frutos, de uma substância capaz de acelerar a abscisão, a qual chamou de *abscisina*. Em breve encontrou-se que abscisina e dormina eram quimicamente idênticas. O composto é agora conhecido como **ácido abscísico,** ou ABA (Fig. 25.11). A escolha deste nome foi infeliz, pois hoje parece que esta substância tem um papel pequeno na abscisão.

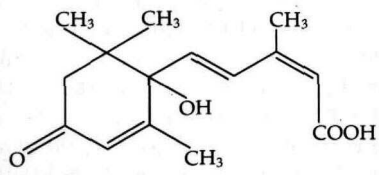
Se uma pequena gota de ácido abscísico é colocada sobre uma folha, a área tratada rapidamente torna-se amarela, mesmo que o resto da folha permaneça verde, um efeito que é oposto ao das citocininas (ver anteriormente). Se esta é uma ação direta ou indireta, não se sabe até o presente.

ÁCIDO ABSCÍSICO E O DESENVOLVIMENTO DE SEMENTES

A quantidade de ácido abscísico aumenta na fase inicial do desenvolvimento da semente em muitas espécies vegetais. Este aumento do ABA estimula a produção de proteínas de reserva na semente e é também responsável pela inibição da germinação prematura. A quebra da dormência em muitas sementes está correlacionada com o declínio do nível de ABA. Em milho, existem mutantes de um único gene que não apresentam a capacidade de produzir ABA. Como resultado, embriões mutantes são incapazes de tornar-se dormentes e germinam diretamente sobre a espiga. Tais mutantes são chamados de mutantes vivíparos.

ÁCIDO ABSCÍSICO E AS RELAÇÕES HÍDRICAS

O ácido abscísico estimula o fechamento dos estômatos em muitas espécies vegetais (ver Cap. 28). Desde que sua síntese é estimulada pelo déficit hídrico (estresse hídrico), o ABA provavelmente está envolvido na regulação da transpiração através dos estômatos. Sustentando esta idéia, plantas mutantes incapazes de sintetizar ABA apresentam fenótipo murcho, isto é, elas só são capazes de crescer normalmente em ambientes muito úmidos.



ÁCIDO ABSCÍSICO

25.11
Ácido abscísico, cujas aplicações exógenas podem inibir o crescimento vegetal, parece também atuar como um promotor (por exemplo, na síntese de proteínas de armazenamento em sementes).

Giberelinas

A história inicial da pesquisa das giberelinas foi um produto exclusivo dos cientistas japoneses. Em 1926, no mesmo ano em que Went isolou a auxina a partir da extremidade do coleoptile de aveia (*Avena*), E. Kurosawa, no Japão, estudava uma doença do arroz (*Oryza sativa*) denominada de "doença das plantinhas loucas", na qual a planta crescia rapidamente, era alta, com coloração pálida e adoentada, com tendência a cair. A causa destes sintomas, descoberta por Kurosawa, foi a substância produzida por um fungo, *Gibberella fujikuroi,* o qual parasitava as plântulas.

A **giberelina** foi assim denominada e isolada em 1934 pelos químicos T. Yabuta e Y. Sumiki. A descoberta despertou pouco interesse no mundo ocidental até o término da Segunda Guerra Mundial. Em 1956, na Inglaterra, J. MacMillan foi o primeiro a obter êxito na extração de giberelina a partir de uma planta (sementes de feijão *Phaseolus vulgaris*). Desde então, as giberelinas têm sido identificadas em muitas espécies de plantas, e acredita-se agora que ocorram em todas as plantas. Elas estão presentes em várias concentrações em todas as partes da planta, porém as mais altas concentrações são encontradas nas sementes imaturas. Mais de 78 giberelinas já foram isoladas e identificadas quimicamente. Elas variam levemente na sua estrutura (Fig. 25.12) bem como na sua atividade biológica. O grupo mais bem estudado é o GA_3 (conhecido como ácido giberélico), que é também produzido pelo fungo *Gibberella fujikuroi.*

As giberelinas têm efeitos dramáticos no alongamento dos caules e folhas de plantas intactas, através da estimulação tanto da divisão como do alongamento celular.

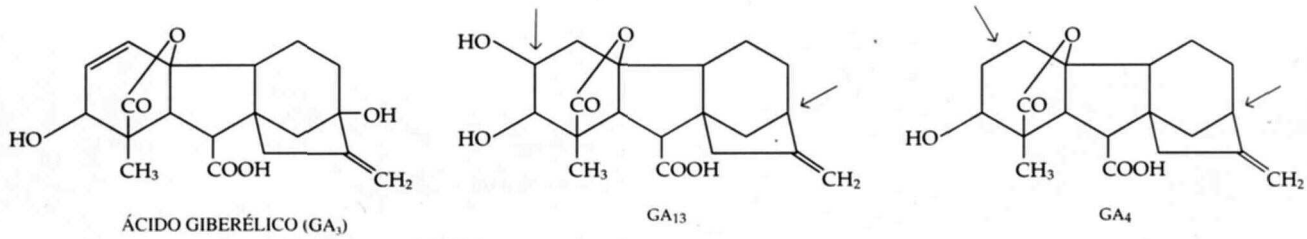
GIBERELINAS E OS MUTANTES ANÕES

Os resultados mais marcantes são vistos na aplicação de giberelinas em mutantes anões (Fig. 25.13). Com este tratamento, as plantas tornam-se indistinguíveis das plantas de altura normal, plantas não-mutantes, indicando que estes mutantes são incapazes em sintetizar giberelinas e que o crescimento dos tecidos requer este regulador. Em milho, por exemplo, têm sido identificados quatro tipos de mutantes, sendo que cada um defectivo em algum dos passos na biossíntese das giberelinas. Estudos da bioquímica hormonal nestas plantas mutantes têm levado a importantes conclusões. Ainda que plantas de milho contenham nove ou mais giberelinas, somente o composto final GA_1 pode causar efeitos diretamente. As outras oito giberelinas devem ser metabolizadas antes de a resposta de crescimento ser obtida.

GIBERELINAS E AS SEMENTES

Sementes de muitas plantas requerem um período de dormência antes de sua germinação. Em certas plantas a dormência (ver Cap. 26) geralmente não pode ser interrompida, exceto através da exposição a pré-tratamentos com luz ou frio. Em muitas espécies, incluindo a alface, tabaco e aveia selvagem, as giberelinas substituem estes pré-tratamentos e interrompem a dormência, promovendo assim o crescimento do embrião e a emergência da plântula. Especificamente as giberelinas estimulam o alongamento celular, fazendo com que a raiz rompa o tegumento da semente. Este efeito das giberelinas tem aplicação prática, ou seja, ela acelera a germinação uniforme para a produção de malte de cevada usado na fabricação de cervejas.

Em cevada (*Hordeum vulgare*) e outras sementes de gramíneas, uma camada de células especializada no endosperma,



25.12
Três das mais de 78 giberelinas isoladas de fontes naturais. O GA_3 (ácido giberélico) é o mais abundante em fungos e biologicamente ativo em muitos testes. As setas indicam onde pequenas diferenças estruturais ocorrem, as quais distinguem os dois outros exemplos de giberelinas, GA_4 e GA_{13}.

chamada de camada de aleurona (ver Fig. 20.2), situada ao lado do tegumento da semente, é rica em proteínas. Quando as sementes iniciam a germinação (iniciada pela hidratação das sementes) o embrião libera giberelina, a qual se difunde para as células de aleurona, estimulando a síntese de enzimas hidrolíticas. Uma destas enzimas é a α-amilase, que hidrolisa o amido. As enzimas digerem as reservas armazenadas no endosperma, formando açúcares, aminoácidos e ácidos nucléicos, que são absorvidos pelo escutelo e então transportados para as regiões de crescimento do embrião (Figs. 25.14 e 25.15).

GIBERELINAS E O FLORESCIMENTO

Algumas plantas como o repolho (*Brassica oleracea* var. *capitata*) e a cenoura (*Daucus carota*) formam rosetas antes do florescimento. (Em uma roseta, as folhas desenvolvem-se, mas os internós entre elas não se alongam.) Nestas plantas o florescimento pode ser induzido pela exposição a dias longos, dias frios (como nas espécies bienais) ou ambos. Após uma exposição apropriada os caules alongam-se, um fenômeno conhecido como *bolting*, e as plantas florescem (Fig. 25.16). A aplicação de giberelinas a estas plantas causa o *bolting* e o florescimento sem a exposição adequada ao frio ou dias longos (Fig. 25.16b). O *bolting* é causado por um aumento no número e no alongamento das células. As giberelinas podem assim ser usadas para antecipar a produção de sementes em plantas bienais.

25.13
A planta da direita foi tratada com giberelina; a planta da esquerda atua como controle. As plantas são feijão Contender, *uma cultivar anã do feijão comum* (Phaseolus vulgaris).

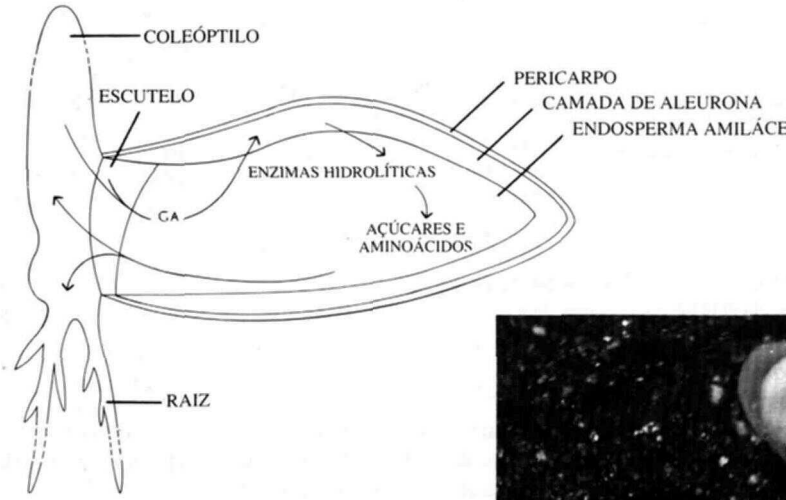
GIBERELINAS E O DESENVOLVIMENTO DOS FRUTOS

Giberelina, como a auxina, pode causar o desenvolvimento de frutos partenocárpicos, incluindo maçã, abóbora, berinjela e groselha. Em alguns frutos, como mandarino, amêndoas e pêssegos, as giberelinas têm sido efetivas no desenvolvimento dos frutos, onde as auxinas não o são. A maior aplicação comercial das giberelinas é na produção de uvas para mesa. O ácido giberélico na cultivar Thompson (*Vitis vinifera*) produz frutos grandes, sem sementes, soltos entre si (Fig. 25.17).

As Bases Moleculares da Ação Hormonal

As descrições sobre efeitos dos hormônios vegetais apresentadas até aqui têm envolvido primariamente observações de mudanças morfológicas complexas, resultantes de aplicações exógenas de hormônios em vários sistemas vegetais. Voltamo-nos agora para alguns mecanismos moleculares, através dos quais os reguladores químicos influenciam o crescimento e o desenvolvimento a nível celular.

O desenvolvimento de órgãos (morfogênese) pode ser descrito como uma série coordenada de divisões celulares com subseqüente alongamento. A especialização de tipos celulares dentro de um órgão (diferenciação) é o resultado de uma expressão seletiva de um conjunto particular de genes dentro do genoma de cada célula. Evidentemente que a coordenação destes processos celulares durante o desenvolvimento requer uma comunicação entre estas células. O conceito de que hormônios vegetais ajudam a coordenar o crescimento e o desenvolvimento atuando como mensageiros químicos entre as células originam-se em parte de numerosas observações sobre a influência dos hormônios vegetais nas taxas de divisão celular e na taxa e direção da expansão celular (Quadro 25.2). Além disso existem evidências crescentes de que todos os cinco grupos de hormônios vegetais podem atuar estimulando ou reprimindo genes específicos dentro do núcleo e de que muitas respostas observadas devido à ação



(a)

(b)

25.14
Ação de giberelinas em sementes de cevada. (a) *Giberelina (GA) produzida pelo embrião migra para a camada de aleurona, estimulando a síntese de enzimas hidrolíticas. Estas enzimas são liberadas no endosperma amiláceo, onde atuam quebrando as reservas do endosperma em açúcares e aminoácidos, os quais são solúveis e capazes de se difundir. Os açúcares e os aminoácidos são então absorvidos pelo escutelo* (cotilédone) *e transportados para o crescimento do sistema caulinar e raízes.* (b) *Cada uma destas três sementes foi cortada ao meio e teve seu embrião removido. Quarenta e oito horas antes de ser fotografada, a semente inferior à esquerda foi tratada com água pura. A semente no centro foi tratada com uma solução de 1 parte por bilhão de giberelina, e a semente superior à direita foi tratada por 100 partes por bilhão de giberelina. A digestão do tecido amiláceo armazenado teve início nas sementes tratadas.*

25.15
A liberação de açúcares a partir do endosperma pode ser induzida pelo tratamento com giberelina (GA_3). Estes dados mostram que açúcares são produzidos somente quando a camada de aleurona está presente. Isto significa que, de fato, a camada de aleurona é a fonte da enzima α-amilase, a qual digere o amido armazenado no endosperma.

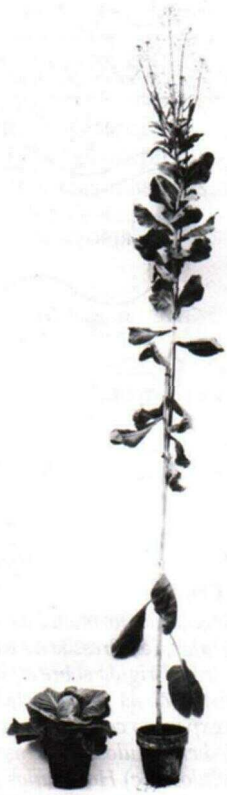
de hormônios são o resultado de tais expressões gênicas diferenciais.

CONTROLE HORMONAL E A EXPRESSÃO GÊNICA

A totipotência das células vegetais (ver adiante) é uma nítida evidência de que todos os genes presentes no zigoto estão também presentes em cada célula viva de uma planta adulta. Entretanto, em qualquer célula somente genes selecionados são expressos e transcritos em RNAm e subseqüentemente traduzidos em proteínas. Proteínas específicas que são produzidas determinam a identidade das células. São as proteínas que catalisam a maior parte das reações químicas da célula, que formam e produzem a maioria dos elementos estruturais dentro e em torno da célula. Assim, uma célula cortical da raiz e uma célula no mesófilo da folha diferem entre si, funcional e estruturalmente, devido a diferenças na expressão gênica durante o curso do seu desenvolvimento.

Os mecanismos moleculares pelos quais genes individuais são ativados ou desativados no núcleo eucariótico não são totalmente entendidos. Alguns princípios começam a emergir; entretanto, eles são comuns tanto para plantas como para animais (Fig. 25.18). Um gene eucariótico é composto de uma seqüência codificadora, que especifica a seqüência de aminoácidos do seu produto protéico, e de seqüências regulatórias, regiões do DNA situadas nos limites da seqüência codificadora, que têm uma função regulatória na transcrição do gene. Proteínas chamadas de fatores reguladores da transcrição podem ligar-se diretamente a

(a)



(b)

25.16
Bolting *em repolho* (Brassica oleracea *var.* capitata) *ocorrendo naturalmente* (a) *e induzida por tratamento com giberelina* (b). *A planta à direita foi tratada uma vez por semana por oito semanas.*

25.17
O efeito do GA_3 sobre o crescimento de uvas Thompson, sem sementes, uma cultivar de Vitis vinifera. *O cacho à esquerda não foi tratado, enquanto o cacho à direita foi tratado com GA_3.*

uma seqüência específica do DNA, dentro de uma seqüência regulatória, ativando (ligando) ou reprimindo (desligando) um gene particular.

Biologistas moleculares de plantas estão atualmente estudando inúmeros genes de plantas que são ativados ou reprimidos por fatores como a luz, estresse ambiental (ver Cap. 26) e hormônios. Seqüências regulatórias do DNA, associadas a genes ativados por hormônios, estão atualmente sendo estudadas usando tecnologia do DNA recombinante (ver adiante). Estes experimentos envolvem a junção de supostas seqüências regulatórias a uma seqüência codificadora de um gene estranho, que não é normalmente ativado por hormônios, então transferindo este gene reporter (ver adiante) para dentro do genoma da planta. Se o gene estranho é expresso (produzindo uma proteína estranha detectável) em resposta a um hormônio particular, a seqüência específica do DNA envolvida na regulação hormonal da expressão do gene é assim identificada.

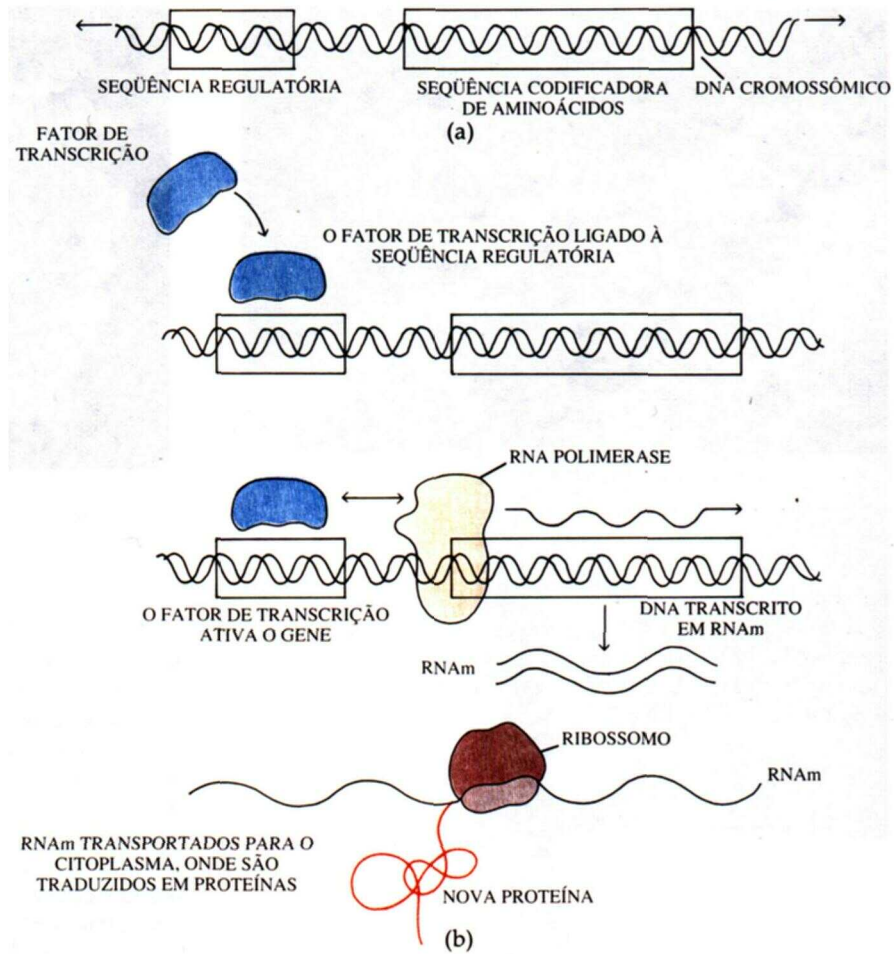
REGULAÇÃO HORMONAL DA EXPANSÃO CELULAR

A taxa pela qual as células vegetais crescem depende de vários fatores, incluindo sua posição na planta, tipo de células e uma diversidade de fatores ambientais. A taxa pela qual uma célula se expande é controlada (1) pela pressão de turgor dentro da célula contra a parede celular (ver Cap. 4) e (2) pela extensibilidade da parede celular (Fig. 25.19). Extensibilidade, uma proprie-

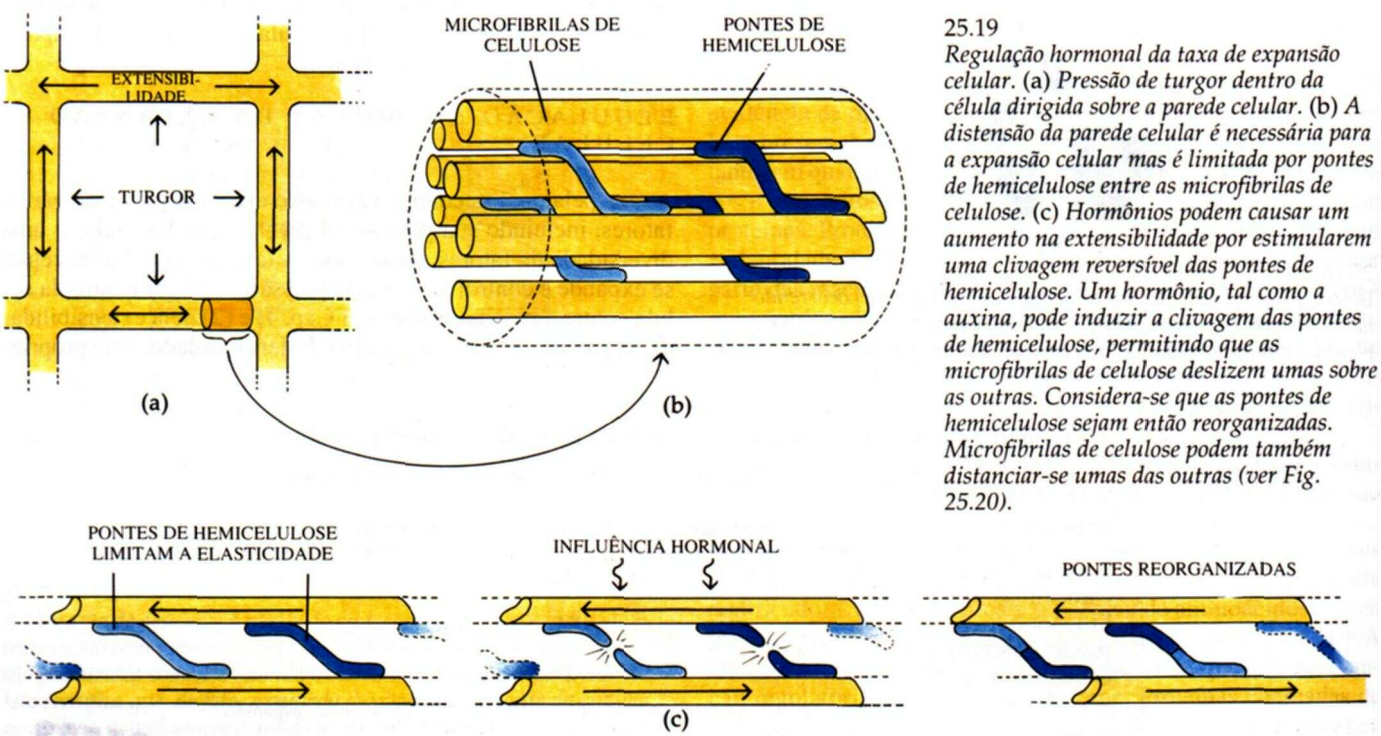
Quadro 25.2 ***Influência hormonal sobre os processos celulares básicos***

Hormônio	Taxa da Divisão Celular	Taxa da Expansão Celular	Direção da Expansão Celular	Diferenciação (Expressão Gênica)
Auxina	+	+	↕	+
Citocininas	+	*		+
Etileno	+/−	+/−	↔	+
Ácido Abscísico	−	−		+
Giberelinas	+	+	↕	+

CHAVE: + efeito positivo; − efeito negativo; * efeito pequeno ou nulo. As setas verticais representam expansão longitudinal; a seta horizontal, expansão lateral.



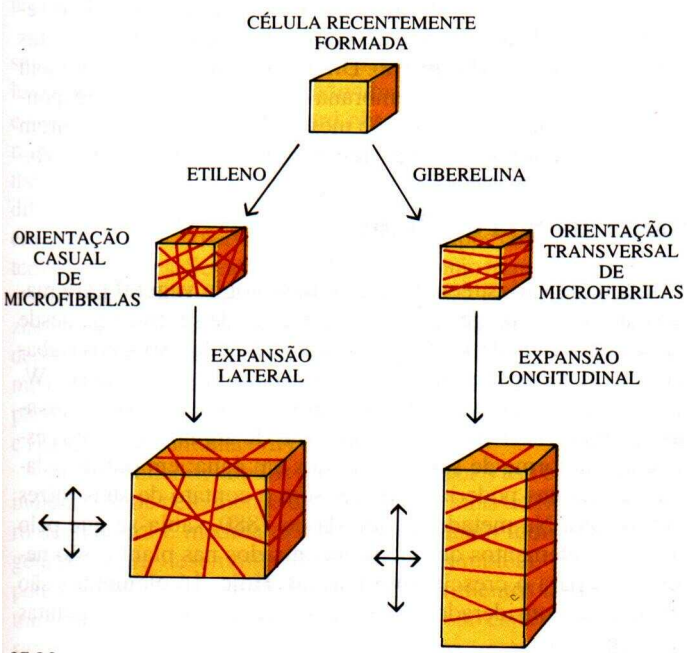
25.18
(a) *Todo gene codificado no núcleo é composto de uma seqüência codificadora de aminoácidos e de uma seqüência regulatória associada, a qual não codifica nenhuma proteína, mas determina se a seqüência codificadora de aminoácidos será expressa (isto é, transcrita em RNAm).* (b) *Uma proteína ligada ao DNA, chamada fator de transcrição, liga-se à seqüência regulatória. O fator de transcrição ativa o gene, isto é, a atividade da RNA-polimerase é estimulada e o DNA é transcrito em RNAm. Os RNAm são transportados para o citoplasma, onde são traduzidos em proteínas.*



25.19
Regulação hormonal da taxa de expansão celular. (a) *Pressão de turgor dentro da célula dirigida sobre a parede celular.* (b) *A distensão da parede celular é necessária para a expansão celular mas é limitada por pontes de hemicelulose entre as microfibrilas de celulose.* (c) *Hormônios podem causar um aumento na extensibilidade por estimularem uma clivagem reversível das pontes de hemicelulose. Um hormônio, tal como a auxina, pode induzir a clivagem das pontes de hemicelulose, permitindo que as microfibrilas de celulose deslizem umas sobre as outras. Considera-se que as pontes de hemicelulose sejam então reorganizadas. Microfibrilas de celulose podem também distanciar-se umas das outras (ver Fig. 25.20).*

dade física da parede, é uma medida de quanto a parede se distenderá de forma irreversível quando uma força for aplicada sobre ela. Como indicado no Quadro 25.2, todos os grupos de hormônios são capazes de influenciar a taxa de expansão celular. Na maioria dos casos examinados, os hormônios afetam a extensibilidade da parede celular mas têm pouca influência direta sobre a pressão de turgor. Auxina e giberelinas estimulam o crescimento vegetal pelo aumento da extensibilidade da parede celular, enquanto que o ABA e o etileno inibem o crescimento da planta por causar um decréscimo na extensibilidade.

Os mecanismos pelos quais hormônios alteram a extensibilidade da parede celular não são bem entendidos. Duas hipóteses são atualmente aceitas. Na *hipótese do crescimento ácido,* hormônios — particularmente auxina — ativam uma enzima bombeadora de prótons na membrana plasmática. Os prótons são lançados do citoplasma para a parede celular. A queda do pH é considerada a causadora do afrouxamento da estrutura da parede celular através da quebra e reorganização de polissacarídeos não-celulósicos, os quais normalmente entrelaçam as microfibrilas de celulose (Fig. 25.19; ver também Fig. 2.27). Uma hipótese alternativa baseia-se na descoberta recente de que as auxinas ativam a expressão de genes específicos, poucos minutos depois da aplicação. Acredita-se que os produtos desses genes influenciam a distribuição de novos materiais da parede, de tal forma que afetam a extensibilidade da parede celular. Estas duas hipóteses não são mutuamente exclusivas, e ambas podem ser necessárias para explicar a influência dos hormônios sobre a expansão da célula.



25.20
Etileno e giberelinas têm efeitos opostos sobre a orientação das microfibrilas de celulose à medida que elas vão sendo depositadas na parede celular. A orientação das microfibrilas de celulose aparentemente é governada pela orientação dos microtúbulos na parte interna da membrana plasmática. Etileno causa alguma reorientação dos microtúbulos de um arranjo transversal para uma direção longitudinal. Assim, quando a célula se expande, a expansão ocorre mais ou menos em todas as dimensões devido à organização ao acaso das microfibrilas de celulose. As giberelinas, por outro lado, promovem o reordenamento transversal dos microtúbulos. Quando a célula se expande, ela o faz principalmente na direção longitudinal, pois as microfibrilas de celulose estão arranjadas de maneira transversal.

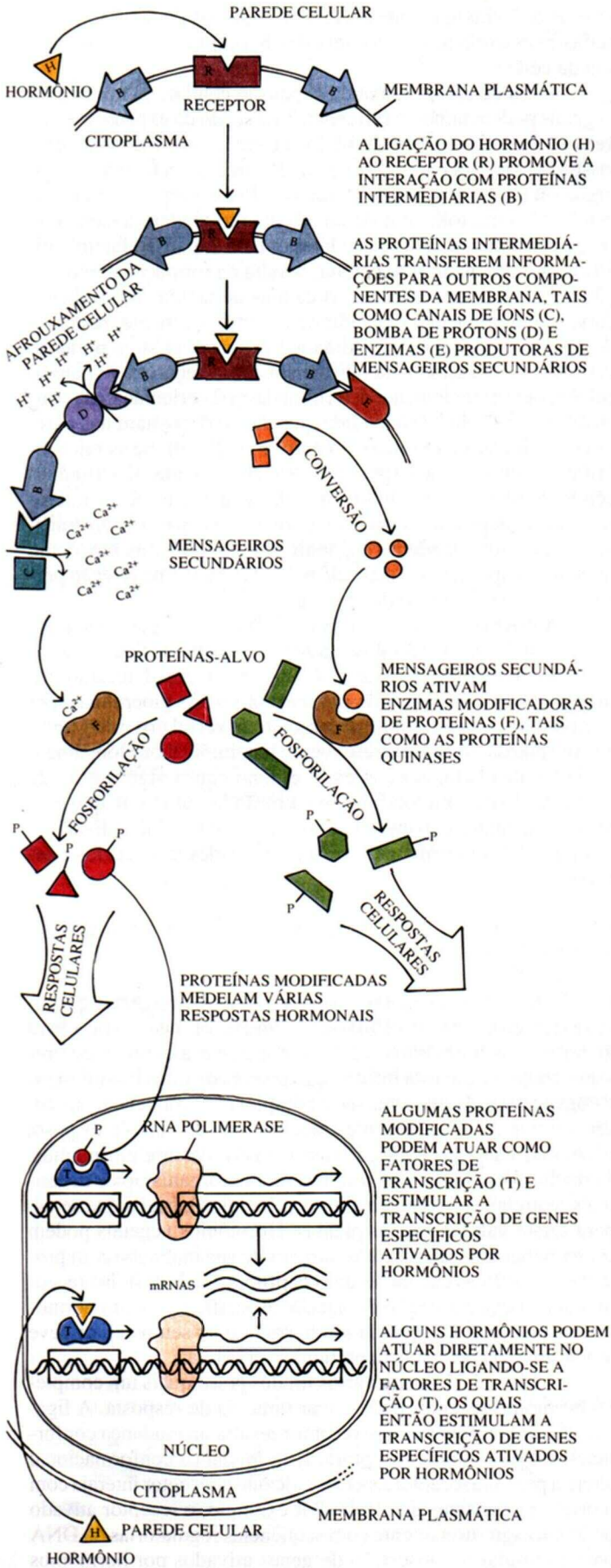
Além de afetar a taxa da expansão celular, os hormônios vegetais podem também influenciar a *direção* da expansão. Uma vez que a célula tenha se dividido, a forma assumida pelas células-filhas à medida que se alongam determinará a forma final do órgão ou tecido em desenvolvimento. Por exemplo, muitas das células de uma folha em desenvolvimento tendem a expandir-se, primariamente, na direção lateral. Esta expansão lateral, aliada ao padrão de divisão celular, resulta na formação de um órgão achatado. Em contraste, as células de tecidos de caule em crescimento tendem a expandir-se longitudinalmente, resultando em um crescimento "unidirecional", característico no alongamento dos caules. Estas diferenças na direção da expansão celular são aparentemente determinadas pela orientação das microfibrilas de celulose à medida que elas se depositam nas paredes das células em desenvolvimento (Fig. 25.20). Se as microfibrilas de celulose são depositadas em uma orientação casual, as células tendem a expandir-se em todas as direções. Se as microfibrilas são depositadas em uma orientação primariamente transversal, as células tendem a expandir-se longitudinalmente (como uma mola espiral, que é esticada mais facilmente na direção perpendicular à orientação das espirais).

A orientação das microfibrilas de celulose parece ser governada pela orientação dos microtúbulos situados na parte interna da membrana plasmática (ver Cap. 2), e este arranjo dos microtúbulos é influenciado por hormônios. As giberelinas, por exemplo, promovem a reorganização transversal dos microtúbulos, resultando em maior crescimento longitudinal ou alongamento. Por outro lado, em caules, o etileno causa algum grau de reorientação dos microtúbulos na direção longitudinal, que promove uma maior expansão lateral (radial) das células. Esta resposta ao etileno resulta na formação de caules mais curtos e espessos.

RECEPTORES HORMONAIS E AS VIAS DE RESPOSTAS

Para os hormônios vegetais atuarem como mensageiros químicos entre as células, as células-alvo devem ter mecanismos para identificar os hormônios específicos e medir a quantidade presente, transferindo esta informação através de rotas bioquímicas e convertendo-as em uma série complexa de mudanças no desenvolvimento. Componentes bioquímicos de vias de resposta hormonal não foram identificados positivamente em plantas. Trabalhos detalhados em sistemas de microrganismos e de animais, entretanto, oferecem alguns princípios básicos que se espera sejam válidos para as plantas. Hormônios vegetais podem ser reconhecidos pelas células através de sua interação com proteínas específicas chamadas de **receptores.** Cada proteína receptora deve conter um sítio de ligação específico para um hormônio particular. A ligação de um hormônio ao seu receptor deve ativar uma via de resposta particular na célula.

A Fig. 25.21 ilustra vários modos pelos quais um complexo hormônio-receptor pode ativar uma via de resposta. A ligação de um hormônio ao seu receptor resulta na mudança conformacional da proteína receptora. Esta mudança conformacional altera a proteína receptora, permitindo que o receptor interaja com outros componentes da célula. Por exemplo, o receptor ativado pode interagir diretamente com seqüências regulatórias do DNA para estimular a transcrição de genes ativados por hormônios



específicos. Em animais, os hormônios esteróides agem deste modo. Outros tipos de hormônios receptores estão localizados na membrana plasmática. Através de suas interações com outras proteínas da membrana, alguns destes receptores podem ativar uma bomba de íons, como a bomba de prótons; outros podem atuar abrindo canais de íons na membrana (ver Cap. 4).

O íon cálcio é de interesse especial na ação hormonal. Geralmente o nível de cálcio no citoplasma é muito baixo. A estimulação hormonal de canais deste íon resulta em uma elevação temporária dos níveis de Ca^{2+}. A ligação do Ca^{2+} a sítios de ligação de cálcio de certas proteínas altera a atividade destas proteínas, tanto quanto os hormônios ativam as proteínas receptoras. As *proteínas quinases* são uma classe de enzimas que podem ser ativadas pelo Ca^{2+} ou por outros mensageiros secundários. Estas proteínas quinases podem modificar as proteínas-alvo pela transferência de grupos fosfato para certos aminoácidos, assim alterando sua atividade.

Substâncias como o cálcio, que medeiam as respostas hormonais, são freqüentemente chamadas de **mensageiros secundários** (Fig. 25.21). Os mensageiros secundários desempenham duas funções importantes: (1) estão envolvidos na transferência de informações a partir do complexo hormônio-receptor para a proteína-alvo, (2) amplificam o sinal produzido pelo hormônio. A ativação do receptor de um único canal de cálcio pode resultar na liberação de centenas de íons cálcio no citoplasma. Cada íon cálcio, por sua vez, pode ativar uma molécula da proteína quinase e estas podem fosforilar muitas moléculas da proteína-alvo. Vias de respostas mais complexas envolvendo mensageiros secundários também contribuem para a diversidade de respostas possíveis a um dado hormônio. Diferentes tipos celulares podem ter o mesmo receptor na membrana celular, mas podem responder de forma muito diferente ao mesmo hormônio, se possuírem um complexo diferente de proteínas quinases e proteínas-alvo.

Biotecnologia de Plantas

A origem de várias técnicas da **biotecnologia vegetal** para manipular o potencial genético das plantas pode ser traçada, desde o final da década de 1850 e início da década de 1860, nos trabalhos dos fisiologistas de plantas alemães Julius von Sachs e W. Knop. Foram eles que demonstraram que muitos tipos de plantas podem crescer em água se providas de alguns elementos essenciais na forma de sais dissolvidos em água; em outras palavras, as plantas poderiam crescer sem o contato de suas raízes com o solo. Na metade da década de 1880, sabia-se que pelo menos 10 elementos químicos encontrados nas plantas são necessários para o crescimento normal. Hoje, 16 elementos são geralmente considerados essenciais para a maioria das plantas (ver Cap. 27).

25.21
Vias de resposta hormonal. Os hormônios atuam através da ligação a proteínas chamadas receptores. Os sinais hormonais são freqüentemente amplificados e avançam por rotas bioquímicas através de compostos intermediários chamados de mensageiros secundários. Muitas das respostas a hormônios vegetais são mediadas através de mudanças na expressão gênica dentro do núcleo. Genes específicos são ativados ou desativados como resultado da ação hormonal. Finalmente, os hormônios afetam o crescimento celular ao causarem mudanças na arquitetura e nas propriedades químicas da parede celular. Ver também Fig. 25.18.

O uso da *hidroponia* e a pesquisa para entender a nutrição mineral das plantas proporcionou um ímpeto para os estudos sobre o crescimento de partes excisadas de planta em soluções nutritivas. Gradativamente, substâncias como a sacarose, diversas vitaminas e outras substâncias orgânicas foram adicionadas às soluções nutritivas na tentativa de se sustentar o crescimento. Mas foi somente após a descoberta e compreensão do papel dos hormônios vegetais sobre o controle do crescimento e desenvolvimento das plantas que a cultura de tecidos e órgãos tornou-se realmente viável.

TOTIPOTÊNCIA

Desde 1902, o botânico alemão Gottlieb Haberlandt sugeriu que todas as células de uma planta viva são **totipotentes** — isto é, cada célula possui o potencial de se desenvolver em uma planta completa — porém ele não foi hábil para demonstrar. Na verdade, mais de meio século se passou antes que sua hipótese fosse demonstrada essencialmente correta. Haberlandt não sabia quais substâncias poderia adicionar ao meio, pois os hormônios ainda não tinham sido descobertos.

No final da década de 50, F.C. Steward isolou pequenas porções de tecido de floema de raízes de cenoura (*Daucus carota*) e colocou-as em frascos com meio de cultura líquido, em agitação. (Tais partes de tecidos são chamados *explantes*.) O meio continha sacarose e nutrientes inorgânicos necessários para o crescimento vegetal (ver Cap. 27), certas vitaminas e água de coco, que Steward sabia ser rica em compostos de crescimento vegetal — embora a natureza destes compostos não fosse então conhecida.

Nos frascos em agitação, as células individuais desprendiam-se continuamente da massa de células em crescimento e flutuavam livres no meio. Estas células individuais foram capazes de crescer e se dividir. Em breve, Steward observou o desenvolvimento de raízes em muitos destes novos grupos de células. Se deixadas no meio com agitação, estes grupos de células não continuavam a se diferenciar, mas se fossem transferidas para um meio sólido — que era o ágar nestes experimentos — alguns grupos desenvolviam sistemas caulinares. Se estes grupos fossem então transplantados para o solo, as pequenas plantas formavam folhas, floresciam e produziam sementes. Resultados semelhantes foram obtidos poucos anos depois por V. Vasil e A.C. Hildebrandt, utilizando explantes de medula de tabaco (*Nicotiana*) proveniente de caules novos de uma planta híbrida. Ao invés de água de coco, o meio utilizado por Vasil e Hildebrandt continha AIA e cinetina.

Os resultados obtidos por Steward e por Vasil e Hildebrandt indicaram que pelo menos algumas das células do floema maduro de cenoura e medula de tabaco continham todo o potencial genético para desenvolver uma planta completa, embora este potencial não se expressasse. Estes experimentos também ilustraram o fato de que células diferenciadas são capazes de expressar porções de seu potencial genético não expressado previamente, desencadeando padrões específicos de desenvolvimento. Ao alcançar esses resultados, Steward, Vasil e Hildebrandt confirmaram a hipótese de Haberlandt relacionada à totipotência.

FUNÇÃO DA CULTURA DE TECIDOS NA PROPAGAÇÃO CLONAL

A cultura de tecidos vegetais pode ser definida, de modo amplo, como uma coleção de métodos de crescimento de um grande número de células em um ambiente estéril e controlado (Fig. 25.22). No presente, o maior impacto da cultura de tecidos está na área de multiplicação de plantas, conhecida como **micropropagação** ou **propagação clonal,** porque os indivíduos produzidos são geneticamente idênticos. O objetivo é induzir células individuais a expressarem sua totipotência.

Regeneração a partir de Protoplastos

A utilização mais refinada da cultura de tecidos pela biotecnologia tem envolvido a regeneração de plantas a partir de protoplastos que tiveram sua parede removida por digestão enzimática. No procedimento conhecido como **fusão protoplasmática,** os protoplastos de duas plantas diferentes são fundidos produzindo uma *célula somática híbrida.* Mais freqüentemente têm sido usadas células do mesófilo, embora qualquer célula viva desprovida de parede secundária possa ser utilizada. Logo após a remoção da parede e antes da formação de uma nova parede, os protoplastos expostos são conduzidos à fusão pela adição de um agente apropriado, como o polietileno glicol (PEG), ou pelo uso de um choque elétrico (eletroporação, ver adiante). As células híbridas devem então crescer sobre um meio de cultura sólido, onde calos podem se desenvolver. Desde que tudo corra bem, os calos irão formar embriões somáticos e então plântulas que podem ser cultivadas até a fase adulta, originando plantas férteis. Plantas híbridas haplóides, que são obtidas através do uso de anteras ou pólen como explantes, são incapazes de reproduzir-se sexualmente, e então devem ser propagadas vegetativamente.*

Vários híbridos somáticos interespecíficos (entre espécies) têm sido produzidos por fusão de protoplastos dentro dos gêneros que incluem o tabaco, a petúnia, a cenoura e o tomate (Fig. 25.23). Muitos híbridos intergenéricos (entre gêneros) têm sido estéreis. Plantas de híbridos intergenéricos férteis têm sido obtidas por fusão de protoplastos entre batata e tomate, ambos membros da família Solanaceae.

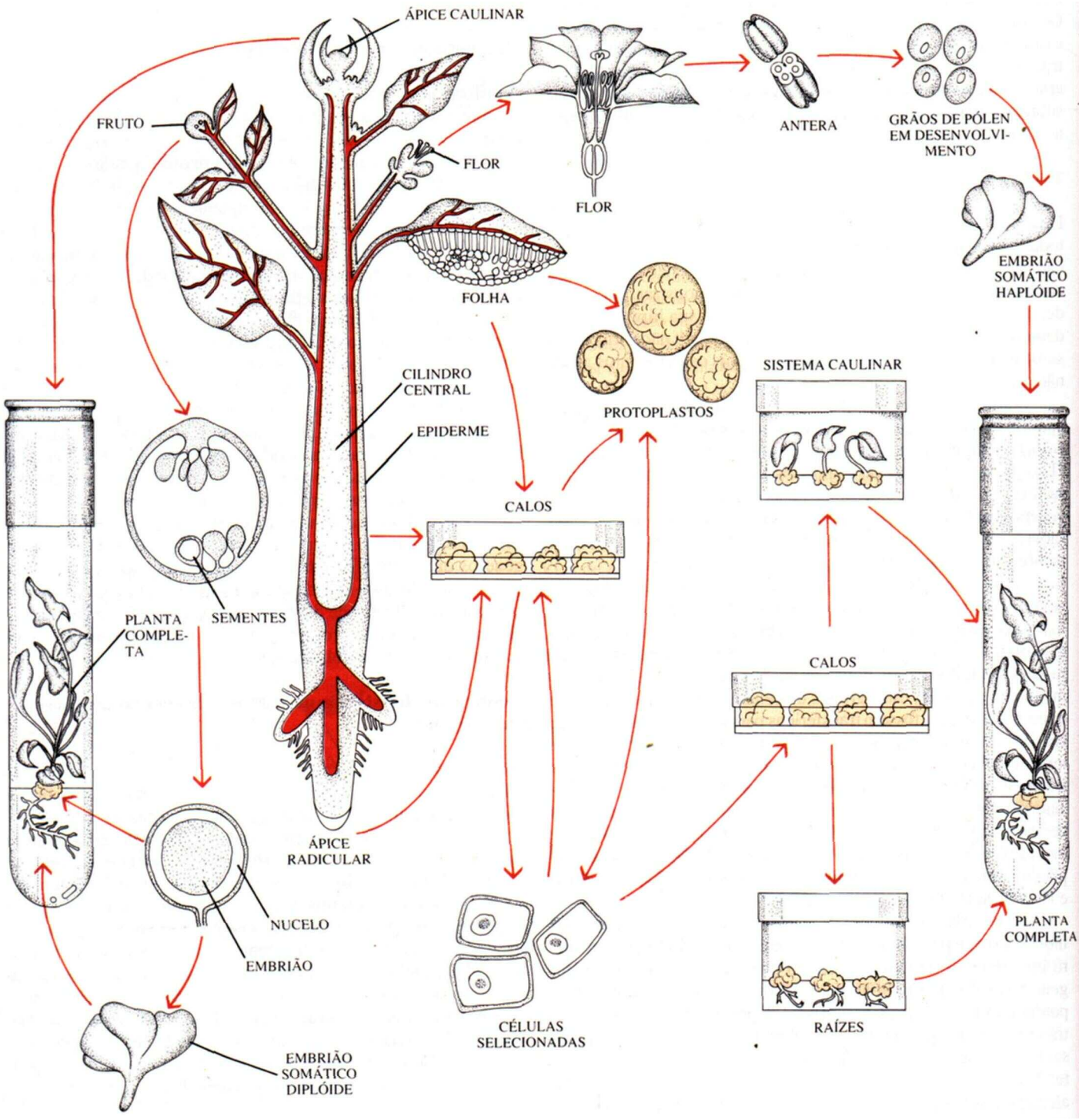
Cultura de Meristemas para Produção de Plantas Livres de Patógenos

Além de proporcionar um meio de produzir cópias idênticas **(clones)** de uma planta, a micropropagação também proporciona um modo para vencer muitas doenças de plantas. Isto é devido, em parte, à descontaminação dos explantes, às condições estéreis empregadas na micropropagação e, principalmente, ao uso da técnica de cultura de meristemas e ápices vegetativos. Aqui, somente pequenos explantes de meristemas e ápices vegetativos, desprovidos de tecido vascular diferenciado, são cultivados. Tais explantes são freqüentemente livres de vírus, pois as partículas virais, que podem estar presentes em elementos vasculares maduros abaixo dos meristemas, somente podem alcançar as regiões meristemáticas do ápice muito lentamente, através do movimento de célula a célula. A produção de plantas livres de vírus por cultura de meristemas tem aumentado grandemente a produção de várias plantas cultivadas, incluindo batata e ruibarbo.

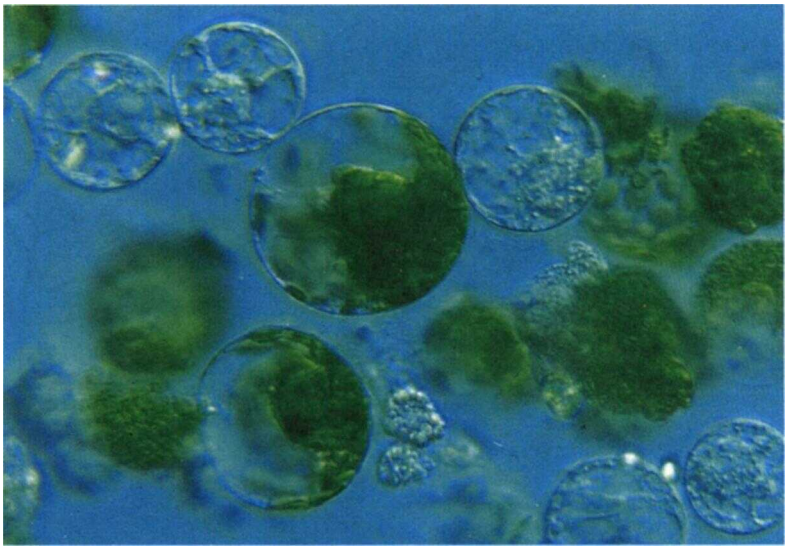
ENGENHARIA GENÉTICA

A tecnologia da **engenharia genética (DNA recombinante)** está proporcionando um dos mais importantes meios pelos quais as plantas cultivadas serão melhoradas no futuro. Ela tem uma nítida vantagem sobre a recombinação de material genético da planta efetuada através de hibridizações somáticas ou naturais, porque

*N.T.: A duplicação por colchicina ou uma autoduplicação sofrida pela planta através das condições de cultura pode tornar a planta fértil.



25.22
Teoricamente, qualquer célula vegetal — a menos que careça de núcleo ou esteja cercada por uma rígida parede secundária — é potencialmente capaz de regenerar o organismo a partir do qual ela foi derivada e é chamada de totipotente. Grupos de células similares formam tecidos, tecidos e sistemas de tecidos são organizados em órgãos e a organização espacial dos órgãos constitui o organismo. Plantas podem ser regeneradas in vitro *a partir de explantes de órgãos (ponta de raízes, sistemas caulinares, gemas, primórdios foliares, embriões em desenvolvimento, escamas, entre outros), explantes de tecido (medula, córtex, epiderme, floema, nucelo), células (parênquima, colênquima, grãos de pólen uni- ou binucleados) e protoplastos. O esquema acima ilustra alguns dos caminhos pelos quais a micropropagação pode ser obtida.*



25.23
Protoplastos de tabaco selvagem conhecido como tabaco arbóreo (Nicotiana glauca) *(verde) e tabaco comercial* (N. tabacum) *(claro). Alguns fundiram-se, dando origem a células híbridas. Com tratamentos apropriados, as células híbridas irão regenerar a parede celular, multiplicar-se e dar origem a uma planta completa.*

permite que genes individuais sejam inseridos em organismos de modo preciso e simples. Além disso, as espécies envolvidas na transferência de um gene não necessitam ser capazes de hibridizar uma com a outra.

A engenharia genética está baseada na capacidade de cortar precisamente moléculas de DNA em fragmentos específicos e de combinar estes fragmentos para produzir novos recombinantes (DNA recombinante). Este procedimento depende da existência de **enzimas de restrição** (*endonucleases de restrição*) que reconhecem seqüências específicas na dupla fita de DNA. Estas seqüências de reconhecimento possuem, tipicamente, quatro a seis nucleotídeos de comprimento e são sempre simétricas (isto é, uma fita é idêntica à outra, quando lida na direção oposta):

—G A A T T C—
—C T T A A G—

As enzimas de restrição cortam o DNA dentro ou próximo à sua seqüência particular de reconhecimento. Muitas enzimas de restrição fazem cortes abruptos, mas algumas cortam através das fitas com poucos nucleotídeos de distância, deixando "extremidades coesivas".

—G A A T T C—
—C T T A A G—

As fitas do DNA rompidas nas duas "extremidades coesivas" de um fragmento são complementares, podendo, portanto, parear uma com a outra e unir-se outra vez através da ação da DNA-ligase (Fig. 8.18). Mais importante ainda é que estas "extremidades coesivas" podem unir-se com qualquer segmento de DNA — de numerosas fontes — que tenha sido clivado pela mesma enzima de restrição e que tenha, em conseqüência, "extremidades coesivas" complementares. Esta propriedade torna possível, virtualmente, recombinações ilimitadas do material genético, pois a capacidade de recombinação dos fragmentos de DNA não depende da fonte de origem dos fragmentos.

Agrobacterium tumefaciens: A Engenharia Genética Natural

O organismo mais popular para a transferência de genes estranhos dentro da planta é *Agrobacterium tumefaciens,* uma bactéria presente no solo que infecta uma grande variedade de plantas dicotiledôneas, através de ferimentos. *Agrobacterium tumefaciens* induz a formação de tumores, chamados tumores da galha da coroa (Fig. 25.24), nas plantas, pela transferência de uma região específica, a **região *T*,** ou **T-DNA,** de um plasmídeo indutor de tumor (Ti) no DNA nuclear do hospedeiro.

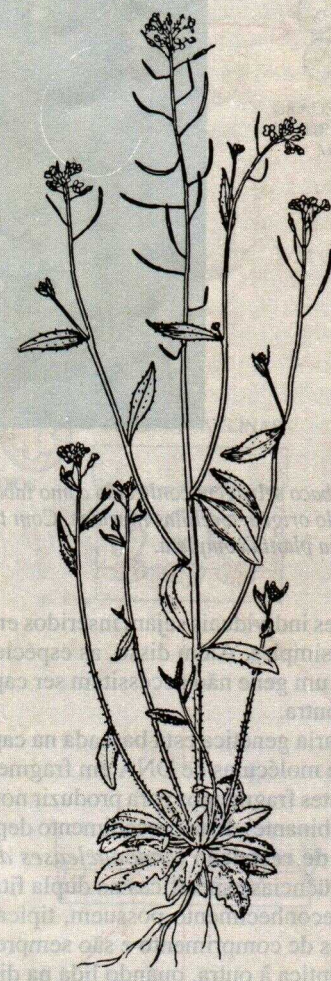
25.24
Galhas da coroa crescendo sobre um caule de Nicotiana glauca.

Arabidopsis thaliana: Uma erva promissora

Arabidopsis thaliana (família Brassicaceae), uma erva inofensiva, sem valor econômico, tem se tornado um organismo experimental de valor inestimável para o estudo da genética molecular de plantas (a). Dentre os seus atributos, que a fazem particularmente adequada para pesquisas de genética clássica e molecular, temos: (1) Seu ciclo de vida é curto. Somente de quatro a seis semanas são necessárias para obter plantas adultas, cada uma das quais com potencial para produzir mais de 10.000 sementes. (2) Seu pequeno tamanho. *Arabidopsis* é uma planta tão pequena que, literalmente, dúzias podem crescer em um mesmo vaso, exigindo apenas umidade no solo e luz fluorescente para um rápido crescimento. (3) Sua adaptabilidade. Plantas de *Arabidopsis* crescem bem em meios estéreis, bioquimicamente definidos. Além disso, células de *Arabidopsis* têm crescido em cultura e plantas têm sido regeneradas a partir destas células. (4) Tipicamente autógamas. Isto permite que novas mutações tornem-se homozigotas com um mínimo esforço. Muitas mutações têm sido identificadas em *Arabidopsis*, inclusive mutações visíveis úteis como marcadores em mapas gênicos. Tais mapas fornecem uma aproximação da posição real do gene no cromossomo. (5) Seu genoma é relativamente pequeno e possui uma pequena quantidade de DNA repetitivo, o que simplifica, potencialmente, a tarefa de identificação e isolamento de genes. (6) É uma planta suscetível à infecção por *Agrobacterium tumefaciens*. Transformações bem-sucedidas já foram obtidas.

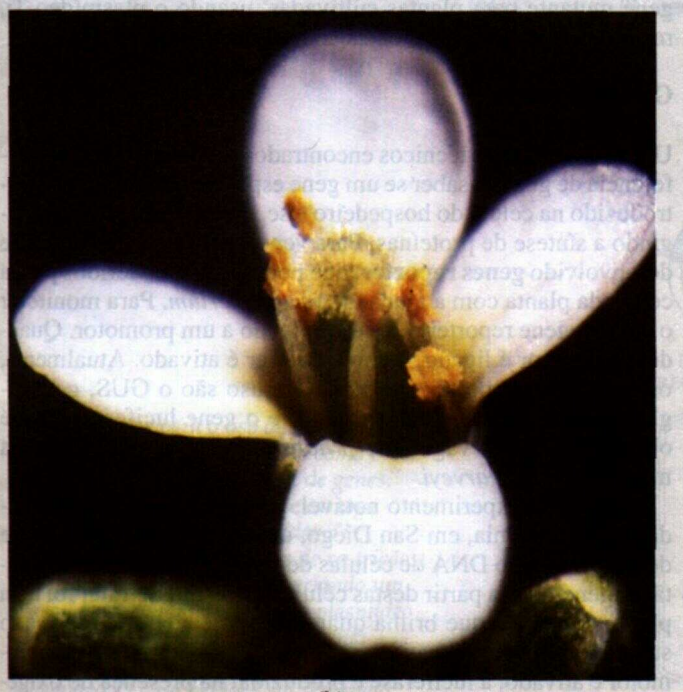
Nenhuma das plantas cultivadas compartilha todas estas características com a *Arabidopsis*. Plantas cultivadas típicas têm ciclo de vida de vários meses e requerem uma maior quantidade de espaço para crescer em números elevados. Além disso, aquelas que têm sido usadas para estudos de DNA recombinante têm genomas extensos e grande quantidade de DNA repetitivo. Existe, claramente, um potencial para *Arabidopsis* juntar-se a organismos como levedura, mosca das frutas (*Drosophila*) e camundongos como veículos da biologia molecular na busca de obter conhecimento nos processos básicos da vida. Como em outros organismos "modelos", estão em andamento projetos para caracterizar e seqüenciar completamente o genoma de *Arabidopsis* até o ano 2000.

A busca genética para a resolução de problemas básicos do crescimento e desenvolvimento de plantas está atualmente sendo aplicada nos principais laboratórios de todo o mundo. A estratégia básica envolve a seleção de grandes populações de plantas que tenham sido tratadas com agentes mutagênicos, que aleatoriamente causem o rompimento de genes isolados. Os pesquisadores procuram plantas que mostrem algumas alterações no seu comportamento em relação às plantas não submetidas à mutação. Os geneticistas chamam estas alterações de fenótipos. Através da análise gênica, pode-se determinar se um fenótipo mutante é devido a um defeito em um único gene dentro do genoma da planta. Como exemplo, biologistas de plantas há muito tempo reconheceram uma série de mutações em um único gene que causam o fenótipo anão, como resultado da redução do alongamento do internó. Análises químicas dos tecidos destes mutantes



(a)

(a) *A pequena erva,* Arabidopsis thaliana, *que tem se tornado objeto de pesquisa para centenas de investigadores em todo o mundo.* (b) *Uma flor normal de* Arabidopsis *com estames e carpelos.* (c) *Um mutante* agamous, *no qual os estames e carpelos foram convertidos em sépalas e pétalas.*



(b)

(c)

têm revelado que, em muitos casos, as plantas mutantes são deficientes em uma ou mais giberelinas. Assim, parece que, em alguns fenótipos anões, mutantes são devidos a rupturas específicas de genes que codificam enzimas do modelo biossintético das giberelinas. O estudo de plantas que são defectivas em um único gene pode fornecer informações importantes sobre a função que o gene e seu produto protéico desempenham no crescimento e desenvolvimento da planta. Por exemplo, muitos mutantes deficientes em GAs têm altura reduzida, mas apresentam desenvolvimento normal de folhas e flores, indicando que as moléculas de GAs perdidas estão envolvidas no alongamento dos internós, mas não em outros processos de desenvolvimento.

Com um organismo "modelo" tal qual *Arabidopsis*, pode-se aproveitar o corpo crescente e sofisticado de informações disponíveis sobre a estrutura do genoma das plantas. Através da combinação da genética e da biologia molecular, genes mutantes podem ser isolados e clonados. (Genes mutados são introduzidos em *Escherichia coli*, usando plasmídeos como vetores. À medida que as células bacterianas multiplicam-se, os plasmídeos também replicam, produzindo segmentos idênticos do gene. Cópias múltiplas dos genes são conhecidas como clones.) Uma vez clonados os genes, a seqüência de nucleotídeos pode ser usada para determinar a seqüência primária de aminoácidos da proteína codificada por este gene. Além disso, a proteína pode ser produzida em quantidade ilimitada em *E. coli* ou levedura para análise bioquímica.

Um método de produzir genes mutantes em plantas envolve o uso do T-DNA de *Agrobacterium tumefaciens* como um mutagênico insercional. O T-DNA de *Agrobacterium* insere-se casualmente no genoma da planta. Se, por acaso, o T-DNA é inserido dentro de um gene funcional, o gene será rompido, podendo resultar num fenótipo mutante. Neste caso, o gene mutado é "rotulado" com a seqüência de T-DNA estranha, que pode então ser usada para identificar o clone de DNA contendo o gene rompido. Usando este método, pesquisadores trabalhando na regulação do desenvolvimento da flor de *Arabidopsis* identificaram mutações de um gene único que impedem o desenvolvimento de órgãos florais específicos. A mutação *agamous* em *Arabidopsis* bloqueia o desenvolvimento de estames e carpelos. Em lugar destas estruturas, a flor mutante produz sépalas e pétalas adicionais (b e c). O gene mutante foi clonado e seqüenciado, e a seqüência de aminoácidos derivada indicou que o gene codificava um fator de transcrição (uma proteína que se liga ao DNA). O fator de transcrição é, aparentemente, requerido para a ativação de genes que estão envolvidos no desenvolvimento de estruturas reprodutivas em *Arabidopsis*.

Cada **plasmídeo Ti** é um DNA circular com aproximadamente 100 genes (Fig. 25.25a). O T-DNA é constituído de aproximadamente 20.000 pares de bases de DNA ligados por 25 pares de bases repetidas em cada extremidade (Fig. 25.25b). O T-DNA carrega inúmeros genes, incluindo um que codifica para uma enzima sintetizadora de opinas, dois que codificam enzimas envolvidas na síntese de auxina e um que codifica a síntese de citocininas. A presença dos genes que codificam enzimas envolvidas na biossíntese de hormônios confere à célula hospedeira uma capacidade de crescer e dividir-se descontroladamente. As opinas derivadas de aminoácidos singulares são usadas pela bactéria como fonte de carbono e nitrogênio. Outra região do plasmídeo-Ti, a região *vir* (região de virulência), é essencial para o processo de transferência, mas não é incorporada no DNA do hospedeiro.

Agrobacterium tumefaciens, com seu plasmídeo-Ti, é uma ferramenta poderosa para a engenharia genética de plantas dicotiledôneas. Os genes promotores de tumor do T-DNA podem ser removidos e substituídos por genes estranhos (Fig. 25.26). A infecção de uma planta com *Agrobacterium* contendo estes plasmídeos modificados resulta na transferência de genes estranhos para o genoma da planta. **Plantas transgênicas** (planta que contém genes estranhos), obtidas através do uso de plasmídeos (ver Cap. 11) transmitirão os genes estranhos para sua progênie no modelo mendeliano (ver Cap. 8).

Progressos consideráveis têm sido feitos na aplicação deste método de transferência de genes úteis para a agricultura, incluindo genes para a resistência a insetos, herbicidas e viroses. Por exemplo, genes bacterianos para proteínas inseticidas têm sido transferidos para plantas de tomate e tabaco, resultando em plantas transgênicas que são resistentes a larvas lepidópteras. Obtidos a partir de *Bacillus thuringiensis,* estes genes quando presentes resultam na produção de uma toxina que mata a larva que se alimenta da planta. A toxicidade da proteína é muito específica.

Plantas têm sido modificadas para a resistência a vários herbicidas, incluindo glifosate (comercializado pela Monsanto com nome comercial de Rondap), que age bloqueando uma única enzima essencial para a produção de aminoácidos aromáticos na planta. Embora extremamente eficiente e não tóxico para animais, o glifosate mata todas as plantas, inclusive as cultivadas. Um caminho para a introdução de resistência em plantas cultivadas, através da engenharia genética, resultou da identificação de uma forma mutante de enzima-alvo, a partir da bactéria *Salmonella,* que não é bloqueada pelo glifosate. A transferência deste gene mutante para plantas cultivadas, usando o plasmídeo Ti, resultou em plantas resistentes ao herbicida (Fig. 25.27).

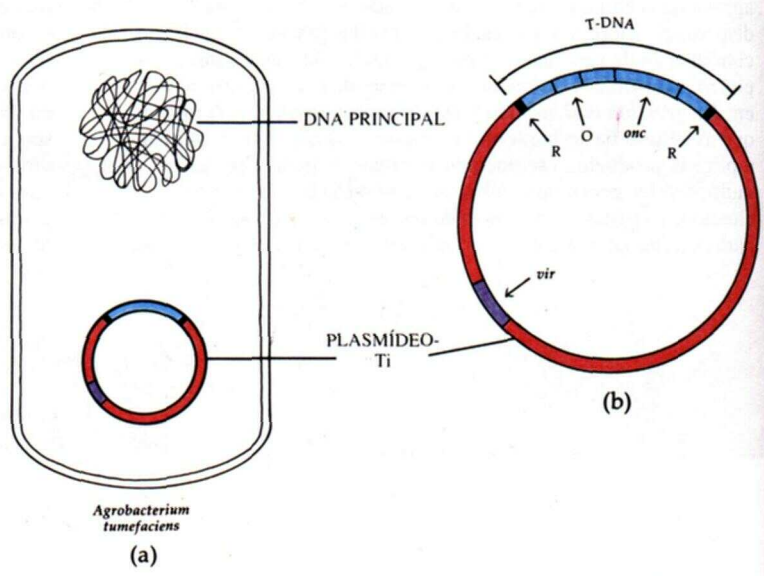
Genes Reporter

Um dos problemas técnicos encontrados nas tentativas de transferência de genes é saber se um gene específico foi realmente introduzido na célula do hospedeiro e se, transferido, ele está dirigindo a síntese de proteínas. Para vencer este problema, têm-se desenvolvido **genes reporter,** que podem ser transferidos para a célula da planta com a ajuda da *Agrobacterium.* Para monitorar o gene, o gene reporter deve estar ligado a um promotor. Quando o promotor é ligado, o gene reporter é ativado. Atualmente, os dois genes reporter que estão em uso são o GUS, gene β-glucuronidase de *Escherichia coli,* e o gene luciferase, que é obtido a partir do vagalume (*Photinus pyralis*) ou da bactéria marinha *Vibrio harveyi.*

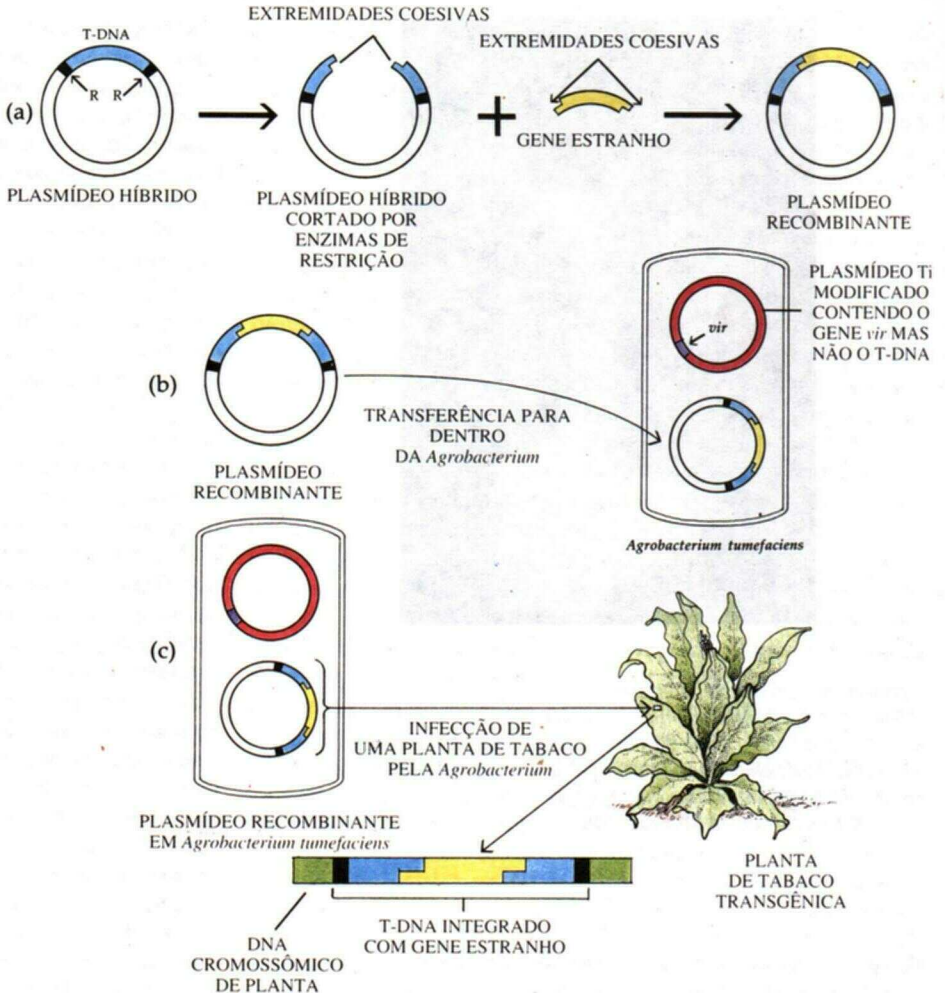
Em um experimento notável, pesquisadores da Universidade da Califórnia, em San Diego, uniram o gene da luciferase de vagalumes ao DNA de células de tabaco, e plantas foram então regeneradas a partir destas células. O resultado final foi uma planta de tabaco que brilha quando é fornecida a luciferina, o substrato protéico da luciferase (Fig. 25.28). Sempre que o promotor é ativado, a luciferase é produzida; na presença de oxigênio, a luciferina mais o ATP produzem bioluminescência, como visto nos lampejos de um vagalume.

Limitações do Sistema *Agrobacterium* na Transferência de Genes

Apesar de sua grande utilidade para a transferência de genes estranhos em muitas espécies de plantas, a *Agrobacterium* em condições naturais não pode transformar plantas monocotiledôneas. Estas últimas incluem, é claro, os principais cereais cultivados do mundo: trigo, arroz, milho, cevada e sorgo. A grande maioria das monocotiledôneas não é suscetível a *Agrobacterium.* Além disso, sistemas de cultura de tecidos e as técnicas de micropropagação, que têm servido tão bem para as dicotiledôneas, não

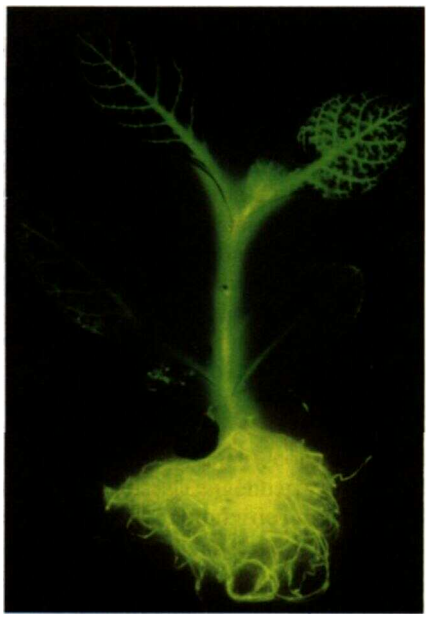


25.25
(a) *Representação esquemática de uma célula de* Agrobacterium tumefaciens, *mostrando o DNA principal (o "cromossomo" bacteriano) e o plasmídeo Ti.* (b) *Detalhe do plasmídeo Ti de* A. tumefaciens. O *é o gene que codifica para uma enzima sintetizadora de opinas;* onc *é um grupo de três genes que codificam enzimas envolvidas na biossíntese de hormônios vegetais;* R *representa uma seqüência de 25 pares de base repetidos (somente o DNA entre estas seqüências repetidas é transferido para dentro do genoma da planta);* vir *é um grupo de genes que controla a transferência da região-T, ou T-RNA, para o cromossomo do hospedeiro (planta).*



25.26
Procedimentos para o uso de plasmídeo de Agrobacterium tumefaciens *como vetor em transferências de DNA ou de genes.* (a) *Um plasmídeo híbrido que carrega somente o T-DNA do plasmídeo Ti é cortado e aberto com enzimas de restrição e um gene estranho é inserido, criando um plasmídeo recombinante.* (b) *O plasmídeo recombinante é transferido para uma célula de* A. tumefaciens *que contém um plasmídeo Ti cujo T-DNA foi removido, criando um plasmídeo modificado.* (c) *O* A. tumefaciens *contendo o plasmídeo modificado é usado para infectar uma planta. A região* vir *do plasmídeo Ti sem o T-DNA controla a transferência do gene estranho do plasmídeo recombinante para dentro dos cromossomos da planta.*

25.27
Plantas de tomate (coluna do meio) modificadas através de um plasmídeo Ti de Agrobacterium tumefaciens *como um vetor para um gene bacteriano expressando resistência ao herbicida glifosate. As plantas modificadas sobreviveram a 0,084 g/m² de glifosate, enquanto que plantas igualmente tratadas, sem o gene de resistência, morreram (coluna à direita). As plantas da coluna da esquerda não foram tratadas.*



25.28
Genes para a produção da enzima luciferase foram inseridos em células de uma planta normal de tabaco (Nicotiana tabacum), *usando o plasmídeo Ti de* Agrobacterium tumefaciens *como vetor. Após células de calos indiferenciados desenvolverem-se em uma planta completa, as células que incorporaram o gene da luciferase no seu DNA tornaram-se luminescentes na presença de luciferina, ATP e oxigênio.*

funcionam no caso das monocotiledôneas. Esforços consideráveis estão sendo feitos para desenvolver procedimentos desejáveis para regeneração de plantas a partir de protoplastos de monocotiledôneas.

Felizmente, dois novos métodos de transferência de genes, que são aplicáveis tanto para monocotiledôneas como para dicotiledôneas, são promissores. Um destes, que já foi mencionado brevemente, é chamado de **eletroporação.** Neste método, um pulso elétrico de alta voltagem é aplicado a uma solução contendo protoplastos e DNA. O choque elétrico temporariamente abre os poros da membrana plasmática, através dos quais o DNA passa.

No segundo método, chamado **bombardeamento de partículas,** microprojéteis de alta velocidade (pequenas partículas de tungstênio) são usados para transferir RNA ou DNA para dentro da célula. O RNA ou DNA é adsorvido à superfície dos microprojéteis. Este esforço tem uma vantagem sobre os outros procedimentos pelo fato de que pode ser utilizado em tecidos intactos. Além disso, o processo não requer cultura celular ou prétratamento dos tecidos receptores.

Benefícios e Riscos da Engenharia Genética

A tecnologia da engenharia genética está proporcionando aos biologistas uma oportunidade nunca antes disponível — transferir características genéticas entre diversos organismos diferentes. Para os biologistas de plantas, isto significa aumentar, potencialmente, a produção das culturas através da introdução de genes que aumentam a resistência das plantas cultivadas a vários patógenos ou herbicidas, bem como a sua tolerância a vários fatores de estresse. Exemplos do primeiro já foram dados para o controle de larvas de lepidópteros e para a resistência ao herbicida glifosate. Uma estirpe *"ice-minus"* de bactérias *Pseudomonas syringa* já foi desenvolvida para reduzir a suscetibilidade de certas culturas ao congelamento, permitindo assim o plantio antecipado. Esforços estão sendo feitos para aumentar a disponibilidade de nitrogênio, um fator limitante na produção dos cultivos, pela transferência de genes responsáveis pela fixação de nitrogênio para culturas como o trigo e o milho, que não fixam nitrogênio. Além dos benefícios derivados do aumento da produção cultivada, bilhões de dólares podem ser economizados nos custos de fertilizantes, inseticidas e herbicidas.

Precisamos lembrar, entretanto, que os benefícios da engenharia genética não vêm sem alguns riscos. Alguns agricultores questionam que a engenharia genética e a biotecnologia somente contribuirão para ampliar o estilo "invadir e conquistar" de produção agrícola e controle de pragas, no momento em que maior ênfase deveria ser posta na **agricultura auto-sustentável,** que minimiza o uso de substâncias químicas e "concentra-se no trabalho com a natureza, ao invés de tentar conquistá-la". Argumenta-se que um número crescente de culturas resistentes a herbicidas pode, na realidade, estimular o uso destes ao invés de limitá-lo, contribuindo assim para problemas ambientais. Também existe a possibilidade de transferências genéticas entre organismos modificados e organismos selvagens. O impacto de tais transferências dependeria da natureza da característica modificada. Se, por exemplo, fosse um gene para resistência a pragas, isto poderia tornar o híbrido superior aos seus tipos selvagens puros. Devido a riscos como estes, muitas pessoas acham que a tecnologia da engenharia genética deve ser cuidadosamente gerenciada para evitar sérios problemas ambientais, econômicos e sociais. Cultivos geneticamente modificados devem ser usados como um elemento na promoção de sistemas de agricultura autosustentável. Além disso, o controle biológico e o melhoramento das práticas culturais também são elementos importantes para unificar esses sistemas, que desempenham um papel crítico para a alimentação de um mundo faminto.

Resumo

Os hormônios vegetais são substâncias químicas produzidas em certos tecidos que podem ou não ser transportadas para outros tecidos e que produzem respostas fisiológicas em quantidades extremamente baixas.

A auxina é um hormônio que é produzido no meristema apical dos sistemas caulinares e na extremidade de coleoptiles. A auxina move-se unidirecionalmente até a base da planta, controlando o alongamento do sistema caulinar e do coleoptile, principalmente através do alongamento celular. A auxina também desempenha um papel na diferenciação do tecido vascular e inicia a divisão das células no câmbio vascular. Ela freqüentemente inibe o crescimento das gemas laterais, assim mantendo a dominância apical. A mesma quantidade de auxina que promove o crescimento dos caules pode inibir o crescimento no sistema radicular. A auxina promove a formação de raízes adventícias em estacas e retarda a abscisão nas folhas, flores e frutos. Nos frutos, a auxina produzida pelas sementes ou pelo tubo polínico estimula o crescimento da parede do ovário.

As citocininas são quimicamente relacionadas a certos componentes dos ácidos nucléicos. As citocininas atuam em conjunto com as auxinas promovendo a divisão celular em cul-

tura de tecidos vegetais. Em culturas de medula de tabaco, uma alta concentração de auxina promove a formação de raízes, enquanto que uma alta concentração de citocininas promove a formação de gemas. Em plantas intactas as citocininas promovem o crescimento de gemas laterais, atuando em oposição aos efeitos da auxina. Citocininas evitam a senescência nas folhas através do estímulo à síntese protéica.

O etileno também é um regulador natural do crescimento vegetal, induzindo respostas fisiológicas distintas, tais como a abscisão e o amadurecimento dos frutos.

O ácido abscísico é um hormônio inibidor do crescimento encontrado em gemas dormentes e frutos. O ácido abscísico estimula a produção de proteínas em sementes e o fechamento dos estômatos.

As giberelinas controlam o alongamento do eixo caulinar, especialmente em plantas anãs. A aplicação de giberelinas restaura o crescimento normal. Isto é também verdadeiro em plantas com forma de crescimento em roseta, nas quais giberelinas causam o *bolting*. Giberelinas causam a germinação das sementes em gramíneas. Em sementes de cevada, o embrião libera giberelinas que induzem a produção de α-amilase na camada de aleurona no endosperma. Esta enzima quebra o amido armazenado no endosperma, liberando os açúcares que sustentam o embrião e promovem a germinação.

A nível molecular, os hormônios influenciam processos de desenvolvimento através da sua interação com receptores dentro da célula vegetal. Os hormônios vegetais medeiam muitos processos pela ativação ou repressão de grupos de genes dentro do núcleo da célula. A nível celular os hormônios influenciam a taxa e direção da expansão bem como a taxa da divisão celular. Estes efeitos na célula são mediados através de vias de respostas bioquímicas complexas, freqüentemente envolvendo mensageiros secundários.

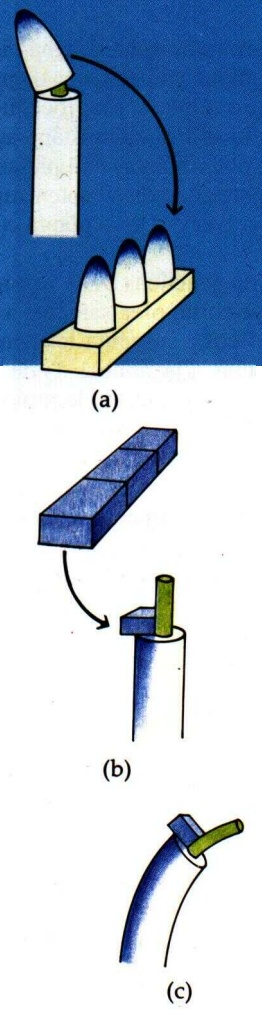
Avanços na pesquisa sobre os hormônios e na bioquímica do DNA têm possibilitado a manipulação genética de plantas em direções específicas. Um dos mais importantes procedimentos da biotecnologia é a cultura de tecidos. Em circunstâncias ideais, a cultura de tecidos é usada para obter plantas completas partindo de uma única célula geneticamente alterada. O potencial que uma célula isolada tem de se desenvolver em uma planta completa é chamado de totipotência.

A tecnologia da engenharia genética (DNA recombinante) está baseada na capacidade de se cortar precisamente a molécula de DNA em fragmentos específicos e combiná-los com a finalidade de produzir novas seqüências. Plasmídeos-Ti de *Agrobacterium tumefaciens,* que induzem a formação de tumores denominados galhas da coroa, estão sendo usados como vetores para introduzir genes dentro das células vegetais. Através do uso de genes reporter, é possível determinar visualmente se os genes carregados pelos plasmídeos foram realmente transferidos e estão sendo expressos nas células vegetais.

Ver o final do Cap. 26 para sugestão de leituras adicionais.

CAPÍTULO 26

Fatores Externos e o Crescimento dos Vegetais



26.1
O experimento de Went. (a) *Went removeu as extremidades de coleoptile de plântulas e as colocou sobre ágar por aproximadamente uma hora.* (b) *O ágar foi então cortado em pequenos blocos e colocados sobre um dos lados do coleoptile decapitado das plântulas.* (c) *As plântulas foram mantidas no escuro durante todo o tempo do experimento, após o qual observou-se um encurvamento em direção oposta ao lado que continha o bloco de ágar. Com base nestes resultados, Went concluiu que a "influência" que provocava o encurvamento da plântula era de natureza química e que esta se acumulava no lado oposto à incidência luminosa.*

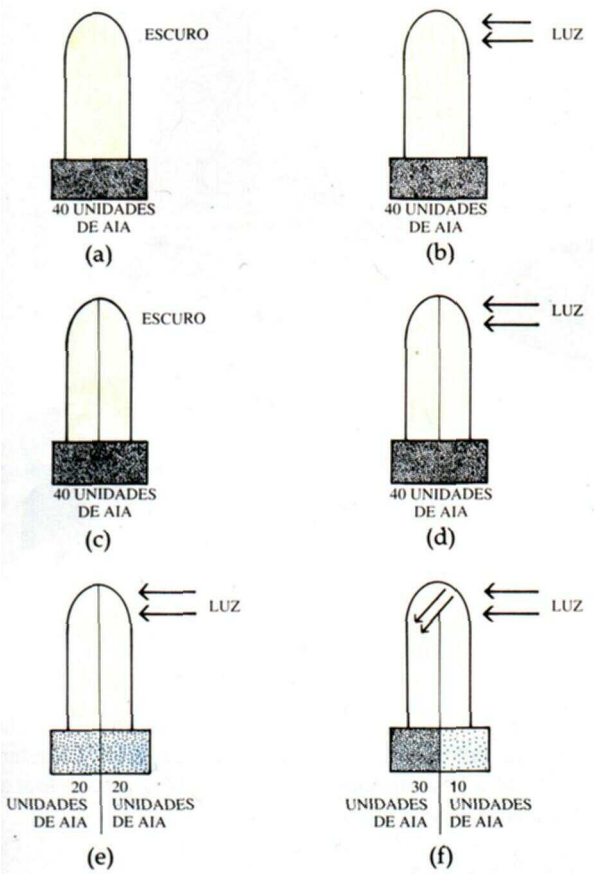
Os organismos vivos podem regular suas atividades de acordo com o ambiente que os circunda. A maioria dos animais, sendo móvel, pode mudar suas condições de algum modo: alimentando-se, acasalando-se e abrigando-se quando sob condições climáticas adversas. Contrariamente, uma planta torna-se imóvel ao emitir sua primeira raiz que a fixa ao solo. No entanto, as plantas têm a habilidade de fazer ajuste para um grande número de mudanças em seu ambiente externo. Essa habilidade é manifestada principalmente através de mudanças no seu padrão de crescimento.

Tropismo

Tropismo é uma resposta de crescimento envolvendo a curvatura de uma parte de uma planta na mesma direção ou em direção oposta a um estímulo externo. Uma resposta em direção ao estímulo é dita *positiva*, enquanto que uma resposta em direção contrária é dita *negativa*.

Talvez a interação mais familiar entre as plantas e o ambiente externo seja a inclinação das extremidades do sistema caulinar em crescimento em direção à luz (ver Fig. 25.1). Esta resposta de crescimento, conhecida como **fototropismo**, é causada pelo alongamento das células — sob influência da auxina, um hormônio vegetal — no lado submetido a menor intensidade luminosa. Qual a função desempenhada pela luz na resposta fototrópica? Três possíveis respostas para esta questão têm sido sugeridas: (1) a luz diminuiria a sensibilidade das células à auxina no lado iluminado; (2) a luz destruiria a auxina; ou (3) a luz dirigiria a auxina para o lado menos iluminado do ápice em crescimento.

Para testar estas hipóteses, Winslow Briggs e colaboradores realizaram uma série de experimentos baseados no trabalho inicial de Frits Went (Fig. 26.1). Estes pesquisadores primeiro mostraram que a mesma quantidade total de auxina era obtida das extremidades dos coleoptiles independentemente de elas terem sido mantidas no claro ou escuro. Entretanto, após a exposição de apenas um dos lados do coleoptile à luz, a quantidade de auxina obtida no lado não iluminado é maior do que a quantidade no lado iluminado. Se a extremidade é separada longitudinalmente, e uma barreira, representada por uma lâmina de vidro, é colocada entre as duas metades (lado iluminado e lado não ilu-



26.2
Experimentos de Briggs e colaboradores mostrando o deslocamento lateral do AIA em extremidades de coleoptile de milho (Zea mays) *iluminadas unilateralmente. A auxina difundida era coletada em blocos de ágar. As unidades indicam as quantidades relativas de AIA presentes em cada bloco.* (a) *e* (b) *A mesma quantidade de AIA é coletada de coleoptiles intactos, mantidos no escuro ou submetidos à iluminação.* (c) *e* (d) *Se os coleoptiles são separados longitudinalmente ao meio por uma fina lâmina de vidro, mas mantendo-se intactos, a mesma quantidade de AIA é coletada como em* (a) *e em* (b). (e) *Se as duas metades e os blocos de ágar abaixo são completamente separados, as mesmas quantidades de auxina são coletadas nos lados escuros e iluminados.* (f) *Quando os coleoptiles não são totalmente separados no ápice, uma maior quantidade de auxina se difunde da metade sombreada do que da metade iluminada. Estes resultados sustentam a idéia de que a iluminação unilateral induz o movimento lateral de AIA do lado iluminado para a metade sombreada do coleoptile.*

minado), esta distribuição desigual da auxina não é mais observada (Fig. 26.2). Em outras palavras, Briggs demonstrou que a auxina migra do lado iluminado para o lado não iluminado. Experimentos usando ácido indol acético (AIA) marcado com ^{14}C têm demonstrado que é a migração da auxina e não a destruição desta que concorre para as diferentes quantidades obtidas nos lados iluminado e não iluminado. Estes experimentos são consistentes com a hipótese de que a redistribuição da auxina é responsável pela curvatura fototrópica.

A luz com comprimentos de onda de 400 a 500 nanômetros é mais efetiva na indução dessa migração hormonal na extremidade do sistema caulinar, indicando assim que um pigmento absorvendo luz azul medeia o efeito. Embora a identidade do fotorreceptor da luz azul não tenha sido estabelecida de forma definitiva, evidências atuais indicam que se trata de um pigmento de coloração amarela, denominado flavina.

Outro tropismo bastante comum é o **geotropismo**, uma resposta à gravidade (Fig. 26.3). Se uma plântula é colocada na posição horizontal, suas raízes crescerão para baixo (geotropismo positivo) e seu sistema caulinar crescerá para cima (geotropismo negativo). A explicação inicial para este mecanismo envolvia a redistribuição da auxina do lado superior para o lado inferior. As raízes são mais sensíveis a auxina do que os caules, e em altas concentrações de auxina, o crescimento das raízes é inibido. A parte inferior do caule colocado na posição horizontal é estimulada pela auxina e cresce mais rapidamente do que o respectivo lado superior. O resultado disto é uma curvatura dos caules para cima. Para a raiz, o nível relativamente elevado de auxina no lado inferior inibe o crescimento, ocasionando assim o encurvamento deste órgão para baixo.

Evidências experimentais que corroboram esta hipótese têm sido obtidas somente para o sistema caulinar. Em muitos casos, particularmente em dicotiledôneas, a redistribuição da auxina não tem sido observada. Uma possível explicação deve ser que a redistribuição da auxina ocorre entre tecidos tão intimamente associados, que torna difícil as mensurações. Se, como considerado, a taxa de crescimento dos caules é extensamente determinada pela extensibilidade das camadas de células epidérmicas, a sua regulação de crescimento poderia envolver o movimento lateral da auxina a distâncias de algumas poucas camadas celulares do córtex para a camada epidérmica. Tais mudanças na distribuição da auxina seriam difíceis de detectar , embora possam ter efeitos dramáticos sobre o crescimento.

A suposição de que a auxina desempenha uma função nas respostas geotrópicas dos caules tem ganho sustentação em experimentos recentes. Genes induzidos pela auxina têm sido identificados e clonados em várias espécies. A ativação da transcrição através da auxina de alguns destes genes ocorre apenas no lado do caule que apresenta aumento de crescimento. Até agora não está ainda suficientemente claro se a ativação transcricional é devida a um aumento na concentração da auxina ou a um aumento na sensibilidade dos tecidos à auxina já presente.

Estudos recentes indicam que o cálcio desempenha uma importante função na resposta geotrópica tanto das raízes quanto dos caules, e que esta resposta é mediada por uma proteína ligada ao cálcio chamada calmodulina. O cálcio parece se mover em direção à superfície superior do sistema caulinar estimulado pela gravidade antes de estes curvarem-se para cima, e em direção à superfície inferior, antes de as raízes curvarem-se para baixo. Em raízes intactas de milho (*Zea mays*), a influência do cálcio pode estar na epiderme.

A percepção da gravidade está correlacionada com a sedimentação dos amiloplastos (plastídeos contendo amido) dentro de células específicas do sistema caulinar e das raízes. Tais células são freqüentemente encontradas juntas ou em torno dos feixes vasculares no sistema caulinar. Entretanto, nas raízes, estas células estão localizadas na coifa, particularmente na columela (Fig. 26.4). Quando uma raiz é colocada na posição horizontal, os amiloplastos, encontrados inicialmente junto às paredes transversais das raízes crescendo verticalmente, deslocam-se para baixo, localizando-se agora próximo à parede lateral (Fig. 26.5). Após várias horas, a raiz curva-se para baixo e os amiloplastos retornam às suas posições prévias ao longo da parede transversal. A explicação de como o movimento destes sensores de gravidade (estatolitos) é traduzido em taxas de crescimento diferencial não foi ainda obtida.

(a)

(b)

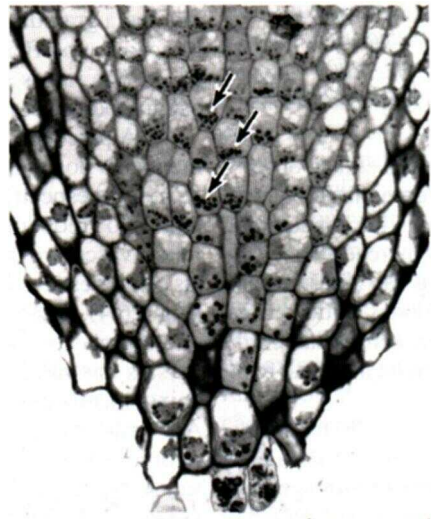
26.3
Respostas geotrópicas no sistema caulinar de uma planta jovem de tomate (Lycopersicon esculentum). *A planta em* (a) *foi colocada horizontalmente e mantida em posição estacionária; a planta em* (b) *foi colocada com o lado superior voltado para baixo e mantida nessa posição apoiada pôr um anel. Ainda que originalmente reto, o ramo curvou-se e cresceu na direção ascendente em ambos os casos. Se uma planta é mantida horizontalmente e lentamente gira em torno de seu eixo horizontal, nenhuma curvatura geotrópica ocorrerá, isto é, a planta continuará a crescer horizontalmente. Você saberia explicar as diferenças de crescimento entre uma planta mantida girando em torno do seu eixo horizontal e das plantas mostradas aqui?*

Um tipo de tropismo menos comum é o **tigmotropismo** (do grego *thigma*, que significa "toque"), na verdade uma resposta ao contato com um objeto sólido. Um dos exemplos mais comuns de tigmotropismo é encontrado em gavinhas, que nada mais são do que folhas modificadas em algumas espécies ou caules modificados em outras (ver Cap. 23). As gavinhas enrolam-se em torno de qualquer objeto com o qual elas tenham contato (Fig. 26.6), permitindo assim que a planta adquira sustentação e cresça para o alto. A resposta pode ser rápida; um gavinha pode enrolar-se em torno de um suporte, uma ou mais vezes, em menos de uma hora. As células que tocam o suporte tornam-se levemente mais curtas, enquanto aquelas do lado oposto alongam-se.

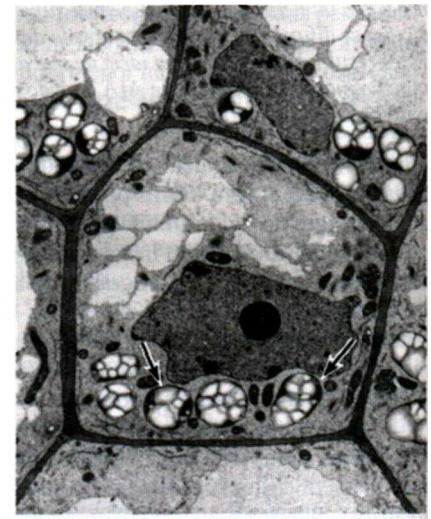
Estudos realizados por M. J. Jaffe têm mostrado que as gavinhas podem guardar a "memória" da estimulação táctil. Assim, por exemplo, se as gavinhas de ervilha (*Pisum sativum*) são mantidas no escuro por três dias, e então estimuladas, elas não se enrolam, talvez devido à necessidade de ATP. Entretanto, se elas forem iluminadas, dentro de duas horas respondem ao estímulo, enrolando-se.

Ritmos Circadianos

É comum observarmos que as flores de algumas plantas abrem-se pela manhã e fecham-se ao entardecer, como também muitas folhas apresentam um comportamento similar em relação à presença e/ou ausência da luz solar (Fig. 26.7). Desde de 1729, o cientista francês Jean-Jacques de Mairan observou que estes movimentos diurnos continuam mesmo quando as plantas são mantidas em luz difusa (Fig. 26.8). Estudos mais recentes têm mostrado que tanto a fotossíntese quanto a produção de auxinas

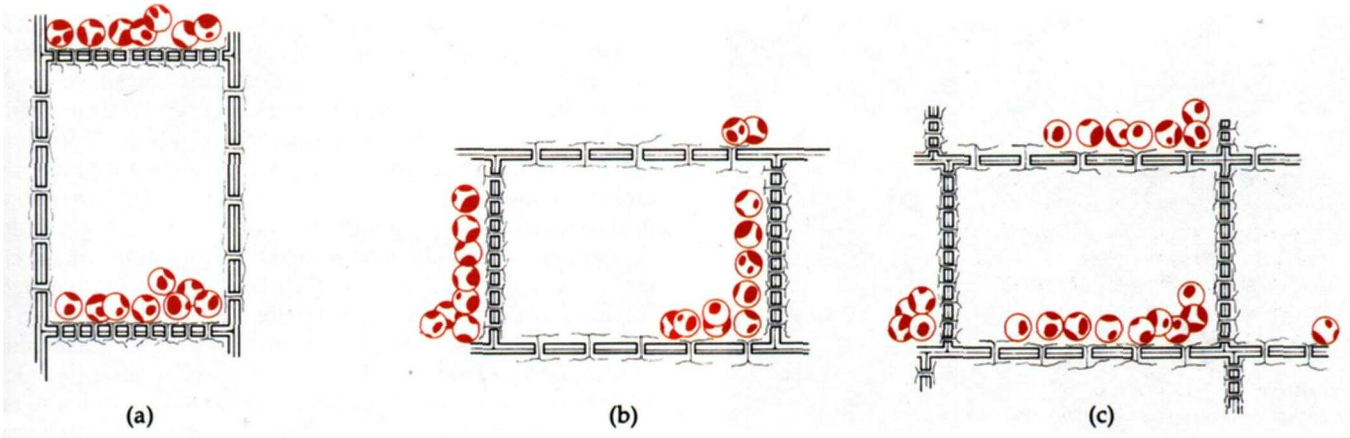


(a) 100 μm



(b) 5 μm

26.4
(a) *Fotomicrografia de uma secção longitudinal mediana da coifa de uma raiz primária de feijão* (Phaseolus vulgaris). *As setas apontam os amiloplastos (plastídeos contendo amido), os quais se encontram sedimentados junto à parede transversal nas células da columela na coifa.* (b) *Micrografia eletrônica das células da columela de uma coifa similar àquela mostrada em* (a). *Os amiloplastos (setas) são visíveis na parte inferior de cada célula, próximo à parede transversal. Os grãos de amido são claramente evidentes dentro dos amiloplastos.*



26.5
Resposta dos amiloplastos à gravidade em células da columela da coifa. (a) *Os amiloplastos se encontram normalmente sedimentados próximo às paredes transversais da coifa de uma raiz crescendo verticalmente para baixo. Quando a raiz é colocada na posição horizontal,* (b) *e* (c), *os amiloplastos deslocam-se em direção às paredes laterais, as quais se encontram agora paralelas à superfície do solo. Este movimento dos amiloplastos representa uma importante função na percepção da gravidade pelas raízes.*

26.6
Gavinhas de Cucumis anguria. *O encurvamento é causado por diferentes taxas de crescimento sobre o lado interno e externo da gavinha.*

e a taxa de divisão celular apresentam também ritmos diários regulares, e que estes ritmos continuam mesmo quando todas as condições ambientais são mantidas constantes. Esses ciclos regulares de aproximadamente 24 horas são chamados de **ritmos circadianos,** do latim *circa*, que significa "aproximadamente", e *dies*, que significa "um dia". Exemplos de ritmos circadianos são amplamente encontrados nos organismos eucariontes. As bactérias parecem não possuí-los; as causas para isto são ainda desconhecidas.

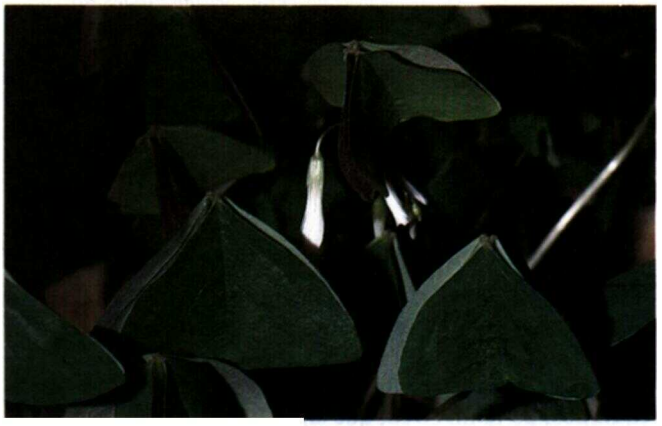
OS RITMOS SÃO ENDÓGENOS?

Seriam estes ritmos realmente internos — ou seja, causados por fatores internos do organismo — ou seria o organismo que se mantém em sincronia temporal com algum estímulo externo? Muitos pesquisadores concordam que os ritmos são endógenos — isto é, que são controlados internamente. O mecanismo interno de marcação do tempo tem sido freqüentemente denominado de **relógio biológico** do organismo.

AJUSTANDO O RELÓGIO

Sob condições ambientais constantes, como aquelas conseguidas em laboratório, o período do ritmo circadiano **apresenta curso livre**, isto é, seu período natural (geralmente entre 21 e 27 horas) não recomeça a cada ciclo. Ele se comporta como um oscilador auto-sustentado. Na natureza, o ambiente atua como um agente sincronizador (ou *"Zeitgeber"*, do alemão, "doador de tempo"). De fato, o ambiente é responsável pela manutenção do ritmo circadiano em compasso com o ritmo diário de 24 horas do ciclo claro/escuro. Se um ritmo circadiano de uma planta for maior ou menor do que 24 horas, ele logo entraria em compasso com o ciclo claro/escuro. Um fenômeno como a floração, que geralmente ocorre no período luminoso, ocorreria em diferentes períodos a cada dia, incluindo o período escuro. Assim, a planta deve ser **"sincronizada"** a cada 24 horas.

(a)



(b)

26.7
Folhas de azedinha (Oxalis), *durante o dia* (a) *e à noite* (b). *Uma hipótese para explicar tais movimentos de repouso é que eles evitam que as folhas absorvam a luz da lua em noites claras, protegendo assim os fenômenos fotoperiódicos, os quais serão discutidos mais adiante neste capítulo. Uma outra hipótese, proposta por Charles Darwin há mais de um século, é que o dobramento reduziria a perda de calor das folhas à noite.*

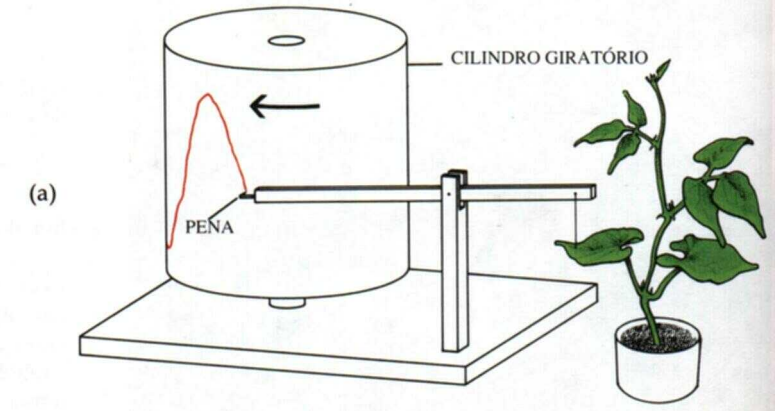
A "sincronização" é o processo através do qual a repetição periódica de luz e escuro (ou algum outro ciclo externo) mantém o ritmo circadiano sincronizado com o mesmo ciclo do fator de sincronização. Ciclos de luz/escuro e ciclos de temperatura são os principais fatores de sincronização (Fig. 26.9).

Uma outra característica importante é que estes ritmos não aumentam automaticamente com a elevação da temperatura, mesmo quando as atividades bioquímicas — e um relógio biológico deve ter base bioquímica — ocorram mais rapidamente em altas temperaturas do que em temperaturas baixas. Alguns relógios tornam-se levemente mais rápidos quando a temperatura se eleva, mas outros são mais lentos, e muitos são quase inalterados. Assim, o relógio biológico deve conter no seu sistema de funcionamento interno um mecanismo compensatório — um sistema de retroalimentação que permite seu ajustamento às mudanças de temperatura.Tal característica de compensação de temperatura seria muito importante para as plantas.

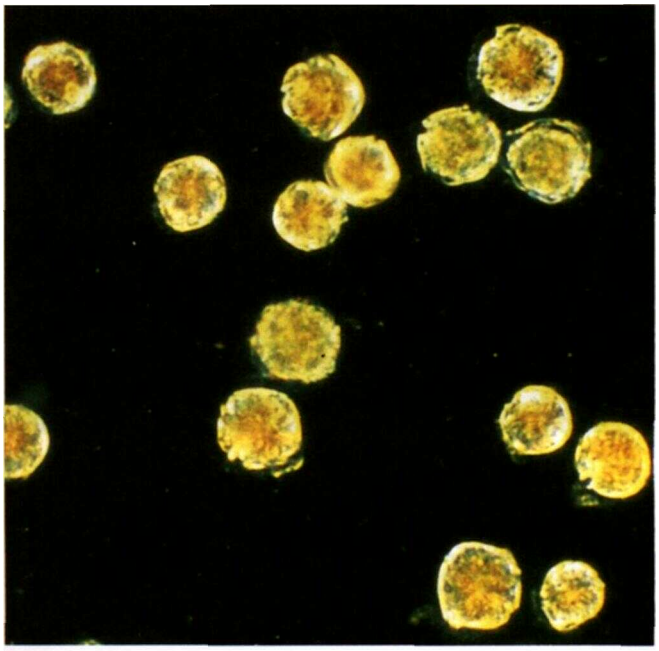
A primeira utilidade do relógio biológico é que ele permite à planta ou animal responder às mudanças de estações do ano, através de medidas precisas no comprimento do dia. Mesmo em latitudes tropicais, muitas plantas são capazes de responder positivamente ao comprimento do dia, e devem usar este sinal para sincronizar a floração ou outras atividades, com eventos sazonais como os períodos secos ou úmidos. Deste modo, mudanças no ambiente desencadeiam respostas que resultam em ajustamentos do crescimento, da reprodução e outras atividades do organismo.

Fotoperiodismo

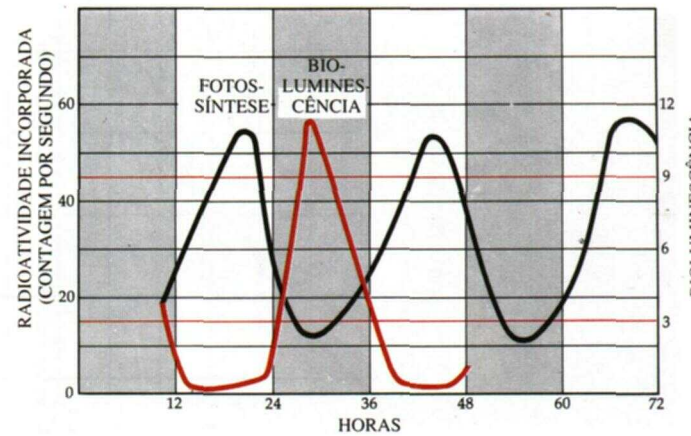
O efeito do comprimento do dia sobre a floração foi descoberto cerca de setenta anos atrás por dois pesquisadores do Departamento de Agricultura dos Estados Unidos, W. W. Garner e H. A. Allard, ao observarem que nem o cultivar de tabaco Maryland-Mammoth (*Nicotiana tabacum*) nem o cultivar de soja Biloxi (*Glycine max*) floresciam se o comprimento do dia fosse mais curto do que um determinado número crítico de horas. Garner e Allard denominaram este fenômeno de **fotoperiodismo**. Plantas que florescem somente quando sob certas condições de compri-



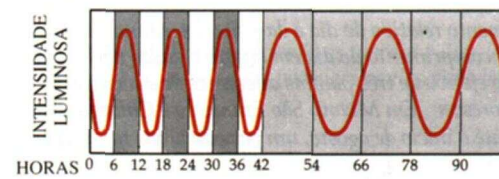
26.8
Em muitas plantas, as folhas movem-se para o alto durante o dia, adquirindo uma posição perpendicular ao caule e aos raios solares, e à noite movem-se para baixo em direção ao caule. Estes movimentos de repouso podem ser registrados sobre um cilindro giratório, usando um sistema de pena e alavanca bastante sensível, ligado a uma folha através de um fio bastante fino (a). *Muitas plantas, tais como o feijão* (Phaseolus vulgaris) *mostrado aqui, continuam a exibir estes movimentos por vários dias mesmo se mantidas sob luz difusa contínua.* (b) *Um registro gráfico deste ritmo circadiano mostrando sua persistência sob condições de luz contínua difusa.*



(a)



(b)



(c)

26.9
(a) *Fotomicrografia do dinoflagelado* Gonyaulax polyedra, *uma alga marinha unicelular.* (b) *Em* G. polyedra, *três diferentes funções seguem ritmos circadianos diferentes: bioluminescência, que alcança um pico na metade da noite (curva colorida); a fotossíntese, que alcança o pico na metade do dia (curva preta); e a divisão celular (não mostrada), que é restrita apenas às horas imediatamente anteriores ao amanhecer. Se* Gonyaulax *for mantida em luz difusa contínua, estas três funções continuam a ocorrer com o mesmo ritmo durante dias seguidos ou mesmo semanas.*(c) *O ritmo da bioluminescência em* Gonyaulax, *a exemplo da maioria dos ritmos circadianos, pode ser alterado modificando os ciclos de iluminação. Por exemplo, se culturas da alga forem expostas a períodos alternados de luz e escuro com 6 horas de duração cada, a função rítmica tornar-se-á sincronizada com este ciclo imposto (esquerda). Se as culturas forem submetidas a luz difusa, os organismos retornarão ao seu ritmo original de 24 horas, aproximadamente.*

mento do dia são chamadas de *fotoperiódicas*. Fotoperiodismo, é uma resposta biológica a uma mudança nas proporções de luz e escuro num ciclo diário de 24 horas. Embora inicialmente o conceito de fotoperiodismo tenha se limitado aos estudos com plantas, atualmente sua ocorrência tem sido também demonstrada em outros campos da biologia, incluindo o comportamento sexual de diversos animais como mariposas, vermes, afídeos, vermes de batatas, peixes, pássaros e mamíferos.

PLANTAS DE DIAS LONGOS E DIAS CURTOS

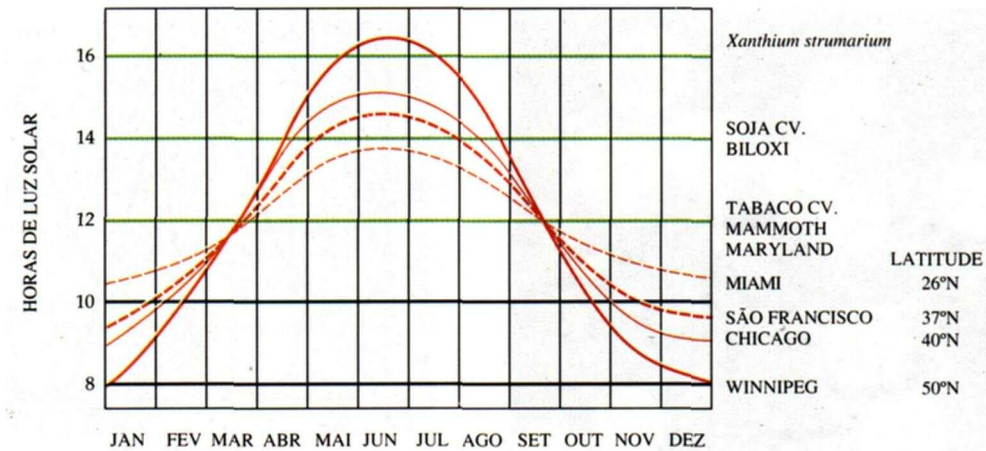
Garner e Allard testaram e confirmaram sua descoberta com muitas outras espécies de plantas. Eles verificaram que as plantas podem ser agrupadas em três tipos gerais, os quais eles denominaram de plantas de **dias curtos**, **dias longos** e de **dias neutros**. Plantas de dias curtos florescem no início da primavera ou outono; elas devem passar por um período de luz *menor* do que um comprimento crítico. Por exemplo, *Xanthium strumarium* é induzido a florescer com 16 horas de luz ou menos (Figs. 26.10 e 26.11). Exemplos de outras plantas de dias curtos são representados pelos crisântemos (Fig. 26.12a), poesétias, morangos e prímulas.

Plantas de dias longos, que florescem principalmente no verão, somente formarão flores se o período de luz for mais longo do que um comprimento crítico. Espinafre, algumas variedades de batata, trigo, alface e meimendro-negro (*Hyoscyamus niger*) são exemplos de plantas de dias longos (Figs. 26.11 e 26.12b).

Tanto plantas de *Xanthium strumarium* quanto de espinafre florescerão se expostas a 14 horas de luz do dia, ainda que apenas uma delas seja designada como planta de dia longo. Isto mostra que o fator mais importante não é o comprimento absoluto do fotoperíodo, mas sim se este é mais longo ou mais curto do que um certo intervalo crítico. Plantas de dias neutros florescem independentemente do comprimento do dia. Alguns exemplos de plantas de dias neutros são a abóbora, o girassol, o arroz, o milho e a ervilha de jardim.

Em uma mesma espécie de planta que se desenvolve numa faixa ampla de norte a sul, diferentes ecótipos (formas de um organismo adaptadas a regiões particulares) fotoperiódicos têm sido freqüentemente observados. Assim, em muitas espécies de gramas, encontradas desde o sul do Canadá até o Texas, os ecótipos do norte florescem antes que os do sul quando crescidos juntos em um mesmo ambiente. Populações diferentes são ajustadas de forma precisa às exigências locais do regime dia-noite.

A resposta fotoperiódica pode ser notavelmente precisa. A 22,5°C, a planta de dias longos *Hyoscyamus niger* florescerá quando exposta a fotoperíodos de 10 horas e 20 minutos (Fig. 26.11), mas não o fará sob um fotoperíodo de 10 horas. As condições ambientais também afetam o comportamento fotoperiódico. Por exemplo, a 28,5°C *Hyoscyamus niger* requer 11,5 horas de luz, enquanto que a 15,5°C requer apenas 8,5 horas. As respostas variam com diferentes espécies. Algumas plantas requerem somente uma única exposição a um ciclo crítico de dia/noite, enquanto outras, como o espinafre, requerem várias semanas de exposição. Em muitas plantas, existe uma correlação entre o número de ciclos de indução e a rapidez na floração ou no número de flores formadas. Algumas plantas, antes de floresce-



26.10
O comprimento relativo do dia e da noite determina a época de floração das plantas. As quatro curvas representam a mudança observada ao longo de um ano do comprimento do dia em quatro cidades norte-americanas localizadas em diferentes latitudes. As linhas horizontais coloridas indicam o fotoperíodo efetivo de três plantas diferentes de dia curto. O Xanthium strumarium (cocklebur), *por exemplo, necessita de 16 horas ou menos de luz para florescer . Em Miami, São Francisco e Chicago, estas plantas florescem tão logo se tornam adultas, mas em Winnipeg seus botões não aparecem até o início de agosto, um período já tão tardio que o frio provavelmente matará as plantas antes que elas produzam sementes.*

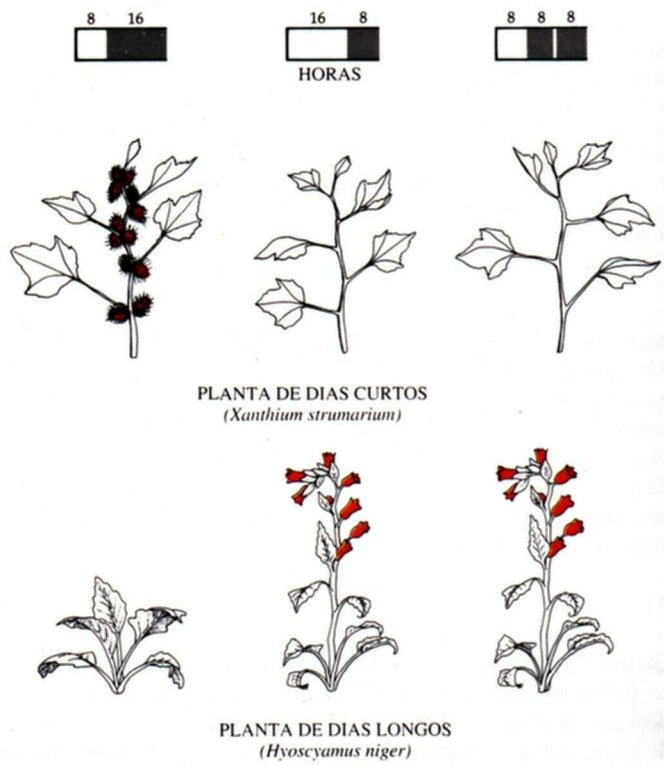
rem, têm que alcançar um certo grau de maturidade, enquanto outras responderão a um fotoperíodo apropriado, quando ainda na fase de plântulas. Algumas plantas ao se tornarem mais velhas poderão eventualmente florescer mesmo se não expostas a um fotoperíodo apropriado, embora elas floresçam muito mais precocemente quando sob exposição apropriada.

MEDINDO O ESCURO

Em 1938, Karl C. Hamner e James Bonner iniciaram um estudo de fotoperiodismo usando o *Xanthium strumarium*, uma planta de dias curtos que necessita de 16 horas de luz ou menos para florescer em um ciclo de 24 horas. O emprego desta planta para fins experimentais tem se mostrado particularmente vantajoso, tendo em vista que em condições de laboratório uma única exposição a um ciclo de dia curto induzirá a floração duas semanas mais tarde, mesmo que a planta seja submetida imediatamente a condições de dias longos. A planta de *Xanthium strumarium* pode resistir a uma grande quantidade de tratamentos desfavoráveis, como por exemplo sobreviver mesmo que todas as suas folhas tenham sido removidas. Hamner e Bonner mostraram que é a lâmina foliar de *Xanthium strumarium* que percebe o fotoperíodo. Uma planta completamente desfolhada não pode ser induzida à floração. Todavia, se uma pequena porção da folha, cerca de 1/8 de sua área total, estiver presente e presa ao caule, uma única exposição de um dia curto será suficiente para induzir a floração.

No decorrer destes estudos, nos quais eles testaram uma variedade de condições experimentais, Hamner e Bonner fizeram uma descoberta crucial e totalmente inesperada. Se o período escuro fosse interrompido pela exposição à luz de uma lâmpada de 25 watts por um período tão breve como um minuto, a floração não ocorria. A interrupção do período luminoso pelo escuro não tinha absolutamente nenhum efeito sobre a floração. Experimentos subsequentes realizados com outras plantas de dias curtos mostraram que elas requeriam também períodos contínuos de escuro, mais do que períodos luminosos contínuos.

Com relação à interrupção da luz, foi verificado que a parte mais sensível do período escuro era encontrada na metade deste. Se uma planta de dias curtos como o *Xanthium strumarium*



26.11
Plantas de dias curtos florescem somente quando o fotoperíodo é menor do que um certo valor crítico. O Xanthium strumarium, *uma planta de dias curtos, requer menos de 16 horas de luz para florescer. Plantas de dias longos florescem apenas quando o fotoperíodo é maior do que um certo valor crítico. A planta de dia longo* Hyoscyamus niger *requer cerca de 10 horas (dependendo da temperatura) ou mais para florescer. Se o período escuro for interrompido por breve período de luz, as plantas de* Hyoscyamus *florescerão mesmo quando o período luminoso for menor do que 10 horas. Entretanto, um pulso de luz durante o período escuro apresenta um efeito oposto em uma planta de dias curtos — ele previne a floração. As barras na parte de cima da figura indicam a duração do período de luz e escuro em 24 horas do dia.*

(a)

(b)

26.12
Plantas representativas de dias curtos (a) *e dias longos* (b)*, cada uma delas crescidas sob condições de dias curtos (à esquerda) e dias longos (à direita).* (a) Chrysanthemum. (b) *Espinafre* (Spinacia oleracea). *Note que as plantas expostas a dias longos possuem caules mais longos do que aquelas expostas a dias curtos, independentemente de elas terem florescido ou não.*

for submetida a um período de luz de 8 horas, e logo em seguida a um extenso período de escuro, a planta passa por um período de sensibilidade crescente à interrupção da luz, que perdura por 8 horas e que é seguido por um período onde a interrupção pela luz tem um efeito menor. De fato, uma exposição de um minuto à luz após 16 horas de escuro estimula a floração.

Com base nas descobertas de Garner e Allard, descritas anteriormente, produtores de crisântemos verificaram que eles poderiam atrasar a floração em plantas de dias curtos aumentando o período luminoso através do emprego de luz artificial. Fundamentados nos novos experimentos de Hamner e Bonner, os produtores conseguiram atrasar a floração simplesmente acendendo a luz por um breve intervalo no meio do período escuro.

O que acontece com as plantas de dias longos? Elas também medem o período de escuro. Uma planta de dias longos florescerá se for mantida sob 16 horas de luz e 8 horas de escuro, ou se mantida durante 8 horas na luz e 16 horas no escuro, desde que este último período seja interrompido por uma breve exposição à luz.

Bases Químicas do Fotoperiodismo

Uma importante contribuição para o entendimento do mecanismo de resposta das plantas às proporções relativas de luz e escuro veio de um grupo de pesquisadores da Estação de Pesquisa Agrícola de Beltsville, Maryland, nos Estados Unidos. O indício original surgiu de um estudo com sementes de alface (*Lactuca sativa*), as quais germinavam apenas se fossem expostas à luz. Esta exigência é válida também para muitas sementes pequenas, as quais, via de regra, germinam em solos fofos e próximos à superfície, uma importante condição para a emergência das plântulas. Estudando a necessidade de luz pelas sementes de alface, os pesquisadores mostraram que a luz vermelha estimulava a germinação e que a luz com um comprimento de onda maior (vermelho-longo) inibia a germinação de forma mais efetiva do que as condições de não-iluminação.

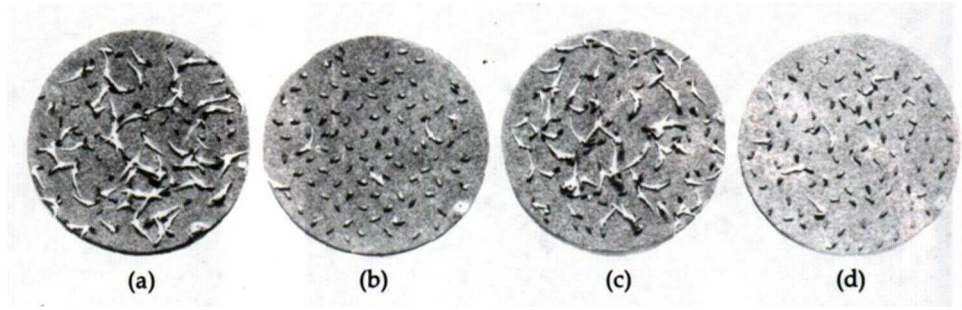
Hamner e Bonner tinham mostrado que quando o período escuro era interrompido por um único lampejo de luz produzido por uma lâmpada incandescente, as plantas de *Xanthium strumarium* não floresciam. O grupo de Beltsville, seguindo esta indicação, iniciou alguns experimentos usando luzes com diferentes comprimentos de onda, variando a intensidade e a duração do lampejo. Eles verificaram que a luz vermelha com comprimento de onda de aproximadamente 660 nanômetros era a mais efetiva na prevenção da floração em *Xanthium strumarium* e em outras plantas de dia curto, e na promoção da floração em plantas de dia longo.

Usando sementes de alface, o grupo de Beltsville verificou que quando um lampejo de luz vermelha era seguido por um lampejo de luz vermelho-longo, as sementes não germinavam. A luz vermelha mais efetiva na indução da germinação de sementes de alface era do mesmo comprimento de onda envolvido na resposta de floração — em torno de 660 nanômetros. Além disso, a luz mais efetiva na inibição do efeito produzido pela luz vermelha tinha um comprimento de onda de 730 nanômetros, pertencente à região do vermelho-longo. A seqüência de lampejos com luz vermelha e vermelho-longo podia ser repetida várias vezes; o número de lampejos não era importante, mas sim a natureza da última exposição luminosa usada. Se a seqüência terminava com um lampejo de luz vermelha, a maioria das sementes germinava. Se terminava com um lampejo de luz vermelho-longo, a maioria não germinava (Fig. 26.13).

DESCOBERTA DO FITOCROMO

As plantas possuem um pigmento que existe em duas formas diferentes interconversíveis: a forma F_V, que absorve luz vermelha, e a forma F_{VE}, que absorve o vermelho-longo. Quando uma molécula de F_V absorve um fóton de luz de 660 nanômetros, a molécula se converte em F_{VE} em questão de milésimos de segundo; quando uma molécula de F_{VE} absorve um fóton de 730 nanômetros, ela imediatamente é reconvertida à forma F_V. Estas reações são chamadas de *reações de fotoconversão*. A forma F_{VE} é biologicamente ativa (ou seja, ela desencadeia uma determinada resposta tal como a germinação de sementes), enquanto que a forma F_V é inativa. A molécula do pigmento pode funcionar, assim, como uma espécie de interruptor biológico, ligando ou desligando as respostas.

Os experimentos de germinação com sementes de alface são facilmente entendidos se considerados estes aspectos. Des-



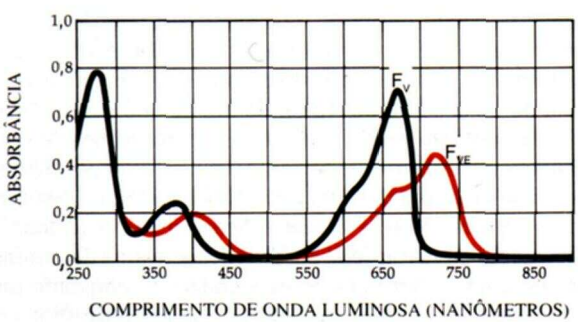
26.13
A luz e a germinação de sementes de alface. (a) *Sementes expostas brevemente à luz vermelha;* (b) *sementes expostas à luz vermelha seguida de luz vermelho-longo;* (c) *sementes expostas a uma seqüência de luz vermelha, vermelho-longo, vermelho;* (d) *sementes expostas a uma seqüência de vermelho, vermelho-longo, vermelho, vermelho-longo. A germinação ou não das sementes depende do comprimento de onda final aplicado na série de exposições — luz vermelha promove e vermelho-longo inibe a germinação.*

de que a forma F_V absorve a luz vermelha mais eficientemente (Fig. 26.14), esta luz converterá uma alta proporção das moléculas para a forma F_{VE}, induzindo em conseqüência a germinação. A absorção subseqüente de vermelho-longo pela forma F_{VE} converterá essencialmente todas as moléculas de volta para o estado F_V suprimindo o efeito inicial da luz vermelha.

O que ocorre com a floração de plantas sob o ciclo natural de dia-noite? Desde que a luz branca possui os comprimentos de onda vermelho e vermelho-longo, ambas as formas de pigmento são expostas simultaneamente a fótons envolvidos na promoção de suas fotoconversões. Após alguns poucos minutos na presença de luz, um fotoequilíbrio é então estabelecido, no qual as taxas de conversão de F_V para F_{VE} e de F_{VE} para F_V são iguais, e a proporção de cada tipo de fitocromo é constante (aproximadamente 60% de F_{VE} sob a luz do meio-dia).

Quando as plantas são submetidas ao escuro, o nível de F_{VE} declina continuamente em um período de várias horas. Se um nível elevado de F_{VE} é regenerado por meio de um pulso de luz vermelha na metade do período escuro (Fig. 26.11), ele inibirá a floração de plantas de dia curto (ou melhor, "de noites longas"), que de outro modo teria promovido a floração em plantas de dias longos (ou seja, " de noites curtas"), que de forma contrária não floresceriam. Em ambos os casos, o efeito do pulso de luz vermelha pode ser suspenso por um pulso imediato de vermelho-longo, o qual reconverte o F_{VE} para F_V.

Em 1959, Harry A. Borthwick e seus colaboradores de Beltsville denominaram este pigmento de **fitocromo,** apresentando evidências físicas conclusivas para sua existência. As características principais do pigmento estão resumidas esquematicamente na Fig. 26.15.



26.14
Os espectros de absorção de duas formas de fitocromo F_V e F_{VE}. Esta diferença nos espectros de absorção tornou possível o isolamento do pigmento.

Isolamento e Caracterização do Fitocromo

O fitocromo está presente nas plantas em quantidades muito pequenas quando comparadas às concentrações de outros pigmentos como a clorofila. Para se detectar o fitocromo, é necessário o emprego de um espectrofotômetro que seja suficientemente sensível às mudanças via de regra muito pequenas na absorbância da luz. Um instrumento como este não era ainda disponível até cerca de sete anos após a proposta da existência do fitocromo; na realidade, a primeira utilização deste espectrofotômetro foi justamente para detectar e isolar o fitocromo.

Para que fosse evitada a presença da clorofila, pigmento este que também absorve ao redor de 660 nanômetros, foram utilizadas plântulas crescidas previamente no escuro, condição esta sob a qual a clorofila não se forma. O pigmento mostrou ser de coloração azul (por que você esperaria esta cor?), o qual apresentou a conversão característica de F_V para F_{VE} quando isolado em tubos de ensaio, mudando de cor de maneira reversível e sutil em resposta à luz vermelha ou vermelho-longo.

A molécula de fitocromo é constituída de duas partes distintas: uma porção responsável pela absorção da luz (o cromóforo), e uma parte bastante grande de natureza potéica (Fig. 26.16). O cromóforo é muito semelhante às ficobilinas, que atuam como pigmentos acessórios em cianobactérias e algas vermelhas. Os genes responsáveis pela codificação da porção protéica têm sido isolados atualmente em várias espécies, e a seqüência de aminoácidos tem sido determinada a partir da seqüência de nucleotídeos.

O mecanismo específico por meio do qual o fitocromo atua não foi ainda estabelecido. Entretanto, está claro que o fitocromo regula a morfogênese através de mudanças na transcrição gênica. Inúmeros genes ativados pelo fitocromo têm sido isolados e identificados. As regiões reguladoras destes genes são bastante complexas, com várias seqüências diferentes de DNA, interagindo com numerosas proteínas ligadas ao DNA. Entretanto, não existe nenhuma evidência de que o fitocromo interage diretamente com estes genes.

Outras Respostas do Fitocromo

O fitocromo está envolvido em uma ampla e variada gama de respostas das plantas. A germinação de muitas sementes, por exemplo, ocorre no escuro. Nestas plântulas, o caule se alonga rapidamente, impelindo para cima o ápice (ou o coleoptile em gramíneas) através do solo escuro. Durante este estágio inicial de crescimento, as folhas não se expandem, o que neste caso in-

26.15
O fitocromo é continuamente sintetizado na forma F_V a partir de seus precursores, os aminoácidos. F_V se transforma em F_{VE} quando exposto à luz vermelha e se acumula nesta forma nas plantas mantidas no escuro. F_{VE} é a forma ativa que induz uma resposta biológica. F_{VE} é reconvertido à forma F_V por fotoconversão quando exposto ao vermelho-longo. No escuro, o F_{VE} reverte a F_V (reversão no escuro) ou é perdido através de um processo chamado "destruição", que ocorre em várias horas, envolvendo, provavelmente, a hidrólise por uma protease. Todos os três modelos alternativos para a mudança do F_{VE} estabelecem um potencial para as respostas de reversão induzida. Todavia, deve ser destacado que a reversão no escuro tem sido detectada somente em dicotiledôneas, e não em monocotiledôneas.

terferiria desfavoravelmente com a passagem do eixo caulinar através do solo. O solo não é necessariamente o responsável por este padrão de crescimento; qualquer plântula crescida no escuro também terá caules alongados e finos com folhas pequenas. Estas plântulas serão também de cor amarelada ou esbranquiçadas, pois os plastídeos não se tornam verdes até que sejam expostos à luz. Uma plântula com tais características é chamada de *estiolada* (Fig. 26.17).

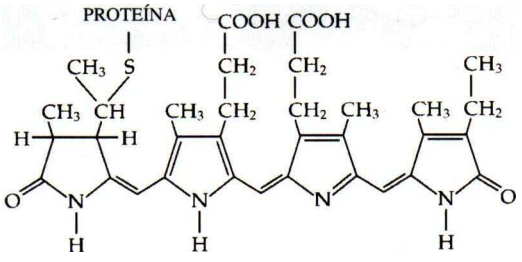
Quando a extremidade da plântula emerge do solo e recebe luz, o padrão de crescimento estiolado é substituído pelo padrão de crescimento normal. Em dicotiledôneas, o gancho apical se abre, a taxa de crescimento caulinar diminui lentamente e inicia-se o crescimento foliar (ver Fig. 20.1). Nas gramíneas o crescimento do mesocótilo (a porção do eixo embrionário situada entre o escutelo e o coleoptile) cessa, o caule se alonga e as folhas se abrem (ver Fig. 20.6).

Uma plântula de feijão crescida no escuro que recebe cinco minutos de luz vermelha por dia, por exemplo, começará a mostrar os efeitos da luz no quarto dia subseqüente. Se a exposição à luz vermelha for seguida por uma exposição de cinco minutos de vermelho-longo, nenhuma das mudanças normalmente produzidas pela luz vermelha aparecerá (Fig. 26.18). De forma semelhante, em plântulas de cereais, a limitação no crescimento do mesocótilo é desencadeada pela exposição à luz vermelha, sendo o efeito desta eliminado pelo vermelho-longo.

Uma característica importante do fitocromo de plantas se desenvolvendo em ambientes naturais é a detecção ao sombreamento provocado por outras plantas. Comprimentos de onda abaixo de 700 nanômetros são quase que inteiramente refletidos ou absorvidos pela vegetação, enquanto que a radiação representada por comprimentos de onda entre 700 e 800 nanômetros (na faixa do vermelho-longo) é amplamente transmitida. Tal situação causa uma mudança dramática na taxa de equilíbrio entre F_V e F_{VE} (isto é, mais F_{VE} é convertido à forma F_V) em plantas sombreadas, e isto resulta num rápido aumento na taxa de alongamento dos internós. Na competição pela luz sob a copa da floresta, a habilidade das plantas para detectar o nível de luz e ajustar em conseqüência o seu crescimento tem obviamente importante significado adaptativo.

As reações reversíveis vermelho/vermelho-longo estão também envolvidas na formação de antocianinas em maçã, nabo e repolho; nas modificações dos cloroplastos em outros plastídeos; e em uma imensa variedade de outras respostas das plantas ao longo de todas as fases do seu ciclo de vida.

Quando a existência do fitocromo foi demonstrada pela primeira vez, seus descobridores supunham que o comportamento deste pigmento poderia explicar o fenômeno do fotoperiodismo — isto é, as reações reversíveis de vermelho/vermelho-longo poderiam estar envolvidas no mecanismo de medida do tempo, ou no funcionamento do relógio biológico. Isto tem sido atualmente admitido, embora o fenômeno de medição do tempo no fotoperiodismo não seja controlado apenas pela interconversão de F_V e F_{VE}. Uma explicação mais complexa deve ser procurada.



26.16
O cromóforo do fitocromo em sua forma F_V, mostrando sua ligação com uma parte da molécula de proteína.

Controle Hormonal da Floração

Em seus experimentos iniciais com *Xanthium strumarium*, Hamner e Bonner mostraram que a folha "percebia" a luz, ocorrendo como conseqüência a formação do botão floral. Aparentemente, alguma substância promotora da floração é translocada da folha para a gema. Esta substância hipotética tem sido denominada de hormônio da floração ou estímulo floral.

Nos anos 30, os experimentos iniciais sobre o estímulo floral foram conduzidos independentemente em vários laboratórios. O fisiologista de plantas M. Kh. Chailakhyan realizou alguns dos primeiros experimentos, poucos anos antes do início dos estudos com *Xanthium strumarium*. Usando *Chrysanthemum indicum*, uma planta de dias curtos, ele mostrou que se a porção superior da planta fosse desfolhada e se as folhas da parte inferior fossem expostas a um período indutor de dias curtos, a planta florescia. Se, por outro lado, a parte superior desfolhada fosse mantida sob dias curtos

26.17
Plântulas crescidas no escuro, como estas de feijão à esquerda, são delgadas e desbotadas; elas possuem internós longos e folhas menores do que plântulas crescidas na luz, como estas mostradas à direita. O conjunto das características físicas exibido pelas plântulas crescidas no escuro, conhecido como estiolamento, representa um valor de sobrevivência para as plântulas, pois ele aumenta a chance das plântulas em alcançar a luz antes que seu suprimento de energia se esgote.

e a parte inferior com as folhas sob dias longos, a floração não ocorreria. Ele interpretou estes resultados como indicativo de que as folhas produziriam um hormônio que se translocaria para o ápice caulinar desencadeando a floração. Chailakhyan denominou este hormônio hipotético de *florígeno*, o "formador de flores".

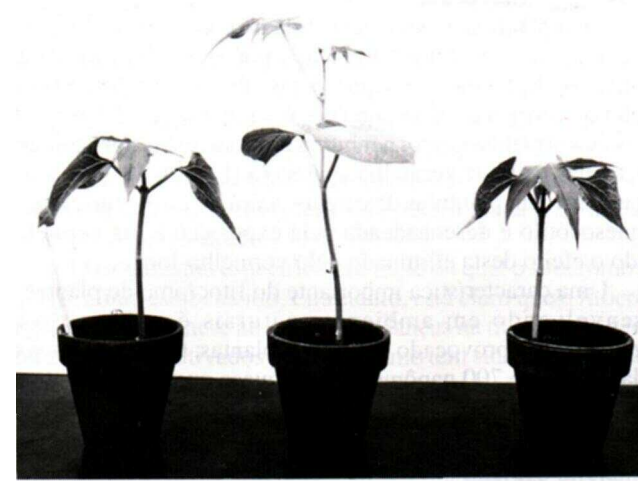
Experimentos realizados posteriormente mostrariam que a resposta de floração nunca ocorria se as folhas fossem removidas imediatamente após a fotoindução. Porém, se a folha fosse mantida sobre a planta durante algumas horas após um ciclo indutivo completo, ela poderia então ser removida sem afetar a floração. O hormônio da floração pode passar através da enxertia de uma planta fotoinduzida para outra não-induzida; todavia, de forma diferente da auxina, que pode deslocar-se através de tecidos mortos ou mesmo em blocos de ágar, o florígeno pode translocar-se de uma planta para outra apenas se estas estiverem conectadas por tecidos vivos. Se em um caule é feito um anel, isto é, uma faixa circular da casca é removida, o movimento do florígeno cessa. Com base nestes dados, concluiu-se que o florígeno é transportado pelo floema, um caminho seguido por muitas substâncias orgânicas das plantas.

Anton Lang mostrou mais tarde que muitas plantas de dias longos e bianuais, como o aipo e o repolho, podiam ser induzidas a florescer com aplicações de giberelina, mesmo quando estas plantas cresciam sob um fotoperíodo não-indutor. Esta descoberta levou Chailakhyan a modificar sua hipótese sobre o florígeno e especular que o florígeno na realidade consistiria em duas classes de hormônios, a giberelina e a antesina, esta ainda não identificada. De acordo com esta hipótese modificada, as plantas de dias longos produziriam antesina mas não giberelina durante os fotoperíodos não-indutores. Os tratamentos com giberelina neste período poderiam induzir a floração. Por outro lado, plantas de dias curtos produziriam giberelina mas não antesina quando sob condições não-indutoras. O conceito de florígeno, entendido aqui como uma combinação de giberelina e antesina, tem entusiasmado um considerável número de estudiosos, mas ele não resiste a uma observação crítica: plantas de dias curtos crescidas sob condições não-indutoras (e portanto, em teoria, produzindo giberelina), não induzirão floração em plantas de dias longos enxertadas, que estão também sob condições não-indutoras (e, teoricamente, produzindo antesina).

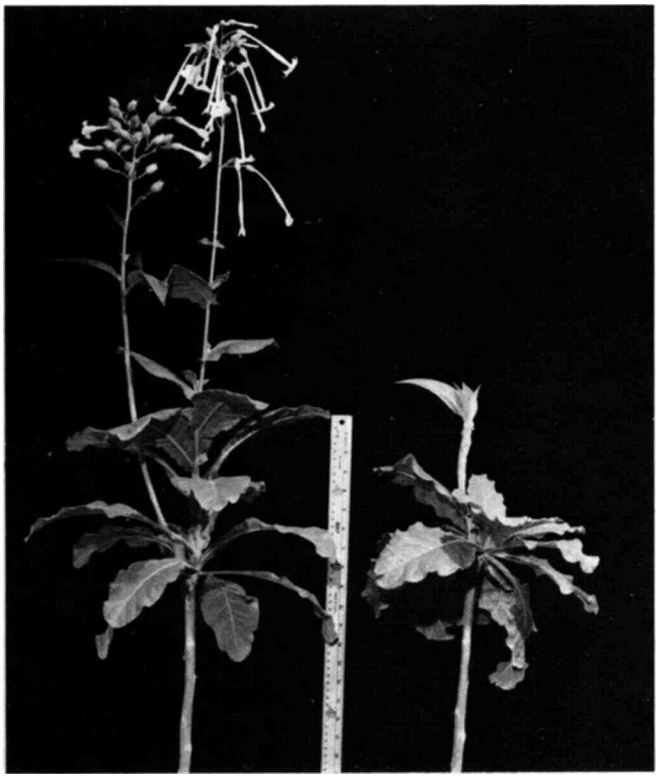
Em algumas plantas enxertadas, como a variedade Biloxi de soja (*Glycine max*) por exemplo, as folhas devem ser removidas da planta não-induzida, caso contrário ela não florescerá. Esta observação sugere que as folhas de plantas não-induzidas podem produzir um inibidor. De fato, alguns pesquisadores têm concluído que não existe nenhuma substância que inicie a floração, mas uma substância que inibe a floração até que esta seja removida. Fortes evidências sugerem que, pelo menos em certas plantas, tanto inibidores quanto promotores estão envolvidos no controle da floração.

A evidência mais convincente sobre a existência de substâncias estimulatórias e inibitórias da floração na mesma planta foi fornecida por experimentos realizados por Lang, Chailakhyan e I. A. Frolova. Estes pesquisadores escolheram para seus estudos três tipos de plantas de tabaco: *Nicotiana tabacum* cultivar Trabezond de dias neutros, o cultivar Maryland Mammoth de dias curtos e *Nicotiana silvestris* de dias longos. Eles verificaram que a formação de flores nas plantas de tabaco de dias neutros era acelerada (comparada com plantas controle enxertadas de dia neutro) quando enxertadas com plantas de dias longos e os enxertos mantidos sob condição de dias longos, bem como quando enxertadas com plantas de tabaco de dias curtos e os enxertos mantidos sob dias curtos. Quando plantas de dias longos, enxertadas com plantas de dias neutros, eram expostas sob um regime de dias curtos, a floração no receptor de dias neutros era intensamente inibida (Fig. 26.19). Ao contrário, quando plantas de dias curtos enxertadas com plantas de dia neutro eram expostas a dias longos, pouco ou nenhum atraso na floração era observado.

Estes resultados indicam que as folhas de plantas de dias longos são capazes de produzir substâncias estimulatórias da floração quando sob condições de dias longos, e substâncias inibi-



26.18
Todas as três plantas de feijão receberam oito horas de luz por dia. A planta do centro foi exposta a cinco minutos de vermelho-longo, o qual promove o alongamento, no início de cada período escuro. A planta à direita recebeu os mesmos cinco minutos de exposição ao vermelho-longo seguida por cinco minutos de exposição à luz vermelha, a qual neutraliza o efeito do vermelho-longo. A planta à esquerda serve como controle; seu fitocromo se encontra predominantemente na forma F_{VE} quando ele entra no período escuro, devido à sua exposição à luz do dia.



26.19
Enxertos de Nicotiana silvestris *(uma planta de dias longos) sobre* Nicotiana tabacum *cultivar Trabezond (uma planta de dia neutro). Dentro de dias longos a formação de flores em plantas de dia neutro foi acelerada pelo enxerto (esquerda). Dentro de dias curtos, o tabaco de dia neutro não floresceu no período de duração (90 a 94 dias) do experimento (direita).*

tórias da floração quando sob dias curtos, e que estas duas substâncias podem ser transferidas de uma planta para outra através da junção do enxerto, indicando assim que ambas são transportadas através da planta. No caso de plantas de tabaco de dias curtos, as folhas produzem aparentemente pouca ou nenhuma substância inibitória quando expostas a dias longos. Se estas substâncias são produzidas por plantas de dias curtos, elas são muito pouco efetivas no retardamento da floração do que aquelas produzidas por plantas de dias longos.

Todos os esforços para se isolar o florígeno ou inibidor da floração têm sido infrutíferos.

Dormência

As plantas não crescem na mesma taxa o tempo todo. Durante as estações desfavoráveis, elas limitam ou cessam inteiramente o crescimento. Esta capacidade possibilita que as plantas sobrevivam sob condições de déficit hídrico ou baixas temperaturas.

A **dormência** é uma condição especial de parada temporária do crescimento vegetal. Após os períodos normais de repouso, a planta retoma o crescimento quando a temperatura se torna mais favorável ou quando a água ou qualquer outro fator limitante torna-se novamente disponível. Todavia, uma gema ou embrião dormente pode ser "ativado" somente por certos sinais ambientais, sinais estes freqüentemente bastante precisos. Esta adaptação é de grande importância para a sobrevivência da planta. Por exemplo, as gemas se desenvolvem, as flores são formadas e as sementes germinam na primavera; entretanto, qual é o mecanismo envolvido no reconhecimento da primavera? Se apenas o aumento de temperatura fosse suficiente, em muitos anos todas as plantas floresceriam, e todas as plântulas começariam a crescer durante o outono, sendo em seguida destruídas pelas geadas do frio do inverno. O mesmo poderia ser dito para aqueles curtos períodos de aquecimento que freqüentemente ocorrem durante o inverno. A semente ou gema dormente não responde a estas condições aparentemente favoráveis, devido à presença de inibidores endógenos, os quais devem ser removidos ou neutralizados antes de o período de dormência ter terminado. Em contraste a esta "recalcitrância" para crescer muito rapidamente, as sementes comerciais são selecionadas artificialmente justamente para permitir a germinação rápida quando expostas a condições favoráveis, uma característica que representaria um grande risco para as sementes selvagens.

DORMÊNCIA EM SEMENTES

As sementes da maioria das plantas que crescem em regiões com variações de temperatura sazonal bem definidas necessitam de um período de frio antes da germinação. Este tipo de demanda climática é satisfeito normalmente pelas temperaturas de inverno. As sementes de muitas plantas ornamentais apresentam exigências similares por frio. Se sementes úmidas são expostas por vários dias seguidos a uma baixa temperatura (temperatura média ótima de 5°C durante 100 dias), a dormência pode ser quebrada, desencadeando-se assim a germinação. Este procedimento horticultural é chamado de **estratificação.** Muitas sementes antes de germinar precisam passar por um processo de desidratação (embora algumas, antes de secarem, possam não ser dormentes), prevenindo assim sua germinação dentro dos frutos da planta. Sementes como as de alface necessitam ser expostas à luz para germinar, enquanto outras são inibidas pela luz.

Algumas sementes não germinarão, mesmo sob condições naturais favoráveis, enquanto não forem escarificadas pela ação do solo. Tal lixamento mecânico desgasta o tegumento da semente, permitindo em decorrência a penetração da água e do oxigênio, contribuindo também em alguns casos para a remoção das fontes de inibidores. Sementes com tegumentos duros que dificultam a absorção da água e o crescimento do embrião são comuns em plantas leguminosas.

As sementes de algumas espécies de deserto costumam germinar somente após ter caído uma quantidade de chuva suficiente para remover alguns inibidores químicos presentes nos seus tegumentos. A quantidade de chuva necessária para lavar estes inibidores da germinação está diretamente relacionada com a quantidade de água que esta espécie do deserto necessita para se estabelecer como uma plântula. A abrasão mecânica ou a ruptura do tegumento (*escarifação*) com uma faca, lima ou lixa pode permitir que certas condições inibitórias encontradas em algumas sementes sejam removidas ou então que seja desencadeada uma atividade metabólica imprescindível à germinação. A germinação pode ser induzida também por embebição das sementes em álcool ou algum outro solvente orgânico (para dissolver as substâncias cerosas que impedem a entrada da água), ou ácidos concentrados. Estes procedimentos são muito usados por horticultores. (Ver também condições essenciais para a Germinação das Sementes, Cap. 20).

As sementes podem permanecer viáveis durante períodos prolongados de tempo no estado dormente, podendo assim sobreviver por muitos anos, décadas e mesmo séculos sob condi-

ções favoráveis. Assim, por exemplo, sementes de lótus sagrado (*Nelumbo nucifera*), encontradas em um depósito de turfa na Manchúria, com aproximadamente 2.000 anos (datação via carbono radioativo), germinaram quando os tegumentos foram escarificados para permitir a entrada de água. Não obstante esta demonstração de resistência seja impressionante, este registro, todavia, foi superado pelas sementes de lupino da tundra ártica (*Lupinus arcticus*). Algumas destas sementes encontradas em uma toca congelada de um lemingue, em Yukon, germinaram em 48 horas. Através de carbono radioativo, estimou-se que o animal teria cerca de 10.000 anos de idade. A idade das sementes todavia não foi determinada.

Biologistas de plantas têm se interessado cada vez mais pelos fatores envolvidos na manutenção da viabilidade das sementes. Vários sistemas enzimáticos podem gradativamente ser inativados nas sementes armazenadas, resultando, eventualmente, em uma perda completa da viabilidade. Sob quais circunstâncias a viabilidade poderia ser mantida? Questões como estas são de grande interesse mundial para o estabelecimento de bancos de sementes, com o objetivo de preservar as características genéticas das espécies selvagens e cultivadas para o uso futuro em programas de melhoramento. A necessidade de tais bancos de sementes decorre da substituição crescente de algumas variedades por outras mais novas e a eliminação daquelas principalmente pela destruição de seus habitats. Além disso, muitas espécies selvagens de plantas correm o risco de extinção, e as sementes destas plantas devem ser, se possível, preservadas.

DORMÊNCIA EM GEMAS

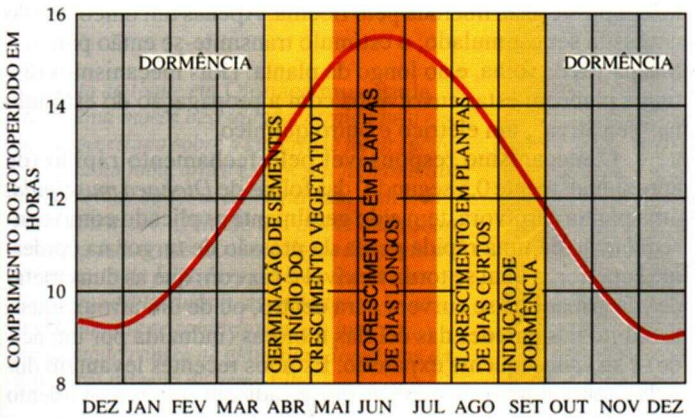
A dormência das gemas é essencial para a sobrevivência de plantas herbáceas e lenhosas perenes de regiões temperadas, expostas anualmente a baixas temperaturas durante o inverno. Embora as gemas dormentes não se alonguem, isto é, não exibam um crescimento perceptível, elas podem sofrer atividade meristemática durante várias fases da dormência. Em muitas árvores, a dormência das gemas começa a se estabelecer na metade do verão, bem antes da queda das folhas no outono. A gema dormente é um broto embrionário constituído por um meristema apical, nós, internós (não estendidos ainda) e por pequenas folhas rudimentares com gemas ou primórdios de gemas florais nas axilas, todos envolvidos por *escamas* (Fig. 26.20). As escamas são muito importantes, pois previnem o dessecamento e restringem o movimento de oxigênio para dentro da gema, isolando-a também da perda de calor. Sabe-se que os inibidores de crescimento acumulam-se nas escamas, bem como no eixo e folhas das gemas. Assim sendo, sob muitos aspectos, as funções das escamas e dos tegumentos das sementes são semelhantes.

Durante e em seguida à interrupção do crescimento que resulta no estado dormente, os tecidos vegetais são submetidos a numerosas mudanças físicas e fisiológicas, as quais preparam a planta para o inverno, processo este conhecido como **aclimatação**. A diminuição do comprimento do dia é o fator primário envolvido na indução da dormência nas gemas (Fig. 26.21). Geralmente, mais inibidores são encontrados nas folhas e gemas sob condições de dias curtos do que de dias longos. A aclimatação ao frio leva à "resistência ao frio", ou seja, à habilidade da planta de sobreviver aos efeitos extremos do frio e da seca durante o inverno. Como ocorre nas sementes, as gemas de muitas espécies vegetais necessitam de frio para quebrar a dormência. Se ramos cortados de arbustos e árvores são protegidos do frio durante o outono, eles não florescerão, mas se estes mesmos ramos

26.20
Secção longitudinal de uma gema lateral dormente de acer (Acer). *A gema consiste em um primórdio do sistema caulinar envolto por escamas.*

forem deixados expostos às condições ambientais até o final do inverno, ou início da primavera, eles florescerão com o aumento da temperatura ambiental. Árvores frutíferas decíduas, como macieiras, castanheiras e pessegueiros, não se desenvolvem adequadamente em regiões com períodos de inverno não muito frios. Similarmente, bulbos como aqueles de tulipas, jacintos e narcisos podem ser "forçados", isto é, induzidos a florescer sob condições protegidas durante o inverno, somente se eles tiverem sido submetidos previamente ao frio ambiental. Conforme discutido no Cap. 23, esses bulbos são de fato gemas bastante desenvolvidas, nas quais as folhas são modificadas para fins de armazenamento.

O frio não é condição *sine qua non* para a quebra da dormência em todos os casos. Na batata, por exemplo, os chamados "olhos" são gemas dormentes, sendo o armazenamento sob condições de baixo teor de umidade durante pelo menos dois meses a



26.21
Relação entre o comprimento do dia e o ciclo de desenvolvimento das plantas na região temperada do norte.

principal exigência para a quebra da dormência; neste caso, a temperatura não é o fator determinante. Em muitas plantas, particularmente as árvores, a quebra da dormência de inverno depende do fotoperiodismo, sendo as gemas dormentes os órgãos receptores.

A aplicação de giberelinas em alguns casos quebra a dormência. Assim, por exemplo, gemas de pessegueiros tratadas com giberelina podem desenvolver-se após as mesmas terem sido mantidas durante 164 horas com temperaturas abaixo de 8°C. Isto significa que, sob condições normais, o aumento endógeno de giberelina determinaria o fim da dormência? A resposta seria: não necessariamente. A dormência deve ser um estado de equilíbrio entre as substâncias inibitórias e estimulatórias de crescimentos. A adição de qualquer estimulador de crescimento (ou remoção dos inibidores como o ácido abscísico), deve alterar o balanço e desencadear o início do crescimento.

O Frio e as Respostas de Floração

O frio pode afetar as respostas de floração. Se o centeio de inverno (*Secale cereale*), for plantado no outono, ele germinará durante o inverno e florescerá no verão seguinte, sete semanas após retomar o crescimento. Se ele for plantado na primavera, não florescerá por 14 semanas. Em 1915, o fisiologista vegetal Gustav Gassner descobriu que podia influenciar a floração do centeio de inverno e outros cereais controlando a temperatura de germinação das sementes. Ele verificou que se as sementes fossem mantidas sob temperaturas próximas ao ponto de congelamento (1°C) durante a germinação, o centeio de inverno, mesmo quando plantado tardiamente na primavera, florescia no mesmo verão em que foi plantado. Este procedimento, que veio a ser conhecido como **vernalização** (do latim *vernus*, que significa "primavera"), representa atualmente uma prática comum na agricultura.

Mesmo após a vernalização, a planta deve ser submetida a um fotoperíodo adequado, geralmente de dias longos. O centeio vernalizado de inverno comporta-se como uma planta típica de dias longos, florescendo em resposta aos dias longos do verão. Um exemplo similar é encontrado numa linhagem bianual de *Hyoscyamus niger*. A roseta vegetativa, resultante do primeiro ano de crescimento, floresce apenas se exposta ao frio. Após a exposição ao frio, ela se torna uma planta típica de dias longos, com a mesma resposta fotoperiódica de uma planta anual.

Conforme indicam os exemplos citados, em algumas plantas o tratamento com frio afeta a resposta fotoperiódica. Espinafre, uma planta de dias longos, geralmente não floresce até que os dias alcancem 14 horas ou mais de duração. Entretanto, se as sementes de espinafre forem tratadas com frio, elas florescerão quando os dias tiverem somente 8 horas de duração. Similarmente, em trevo (*Trifolium subterraneum*), tratamentos com frio podem remover completamente a dependência da duração do dia destas plantas para a floração.

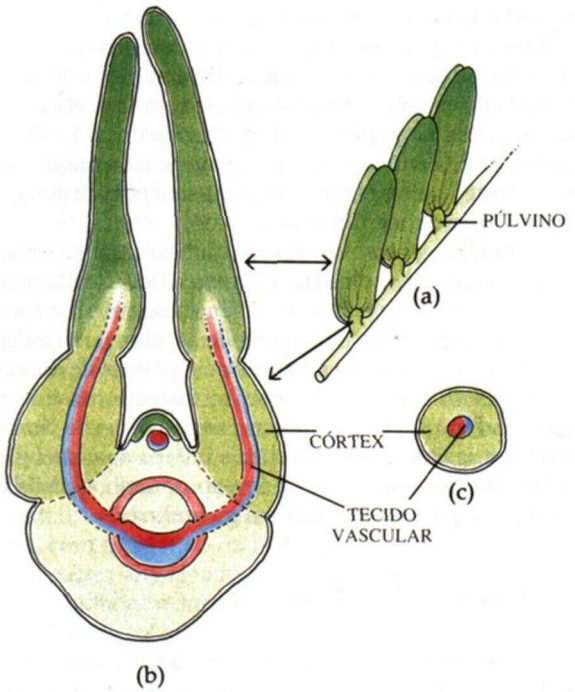
Em *Hyoscyamus niger*, e em muitas outras plantas bianuais de dias longos que como ela formam rosetas, tratamentos com giberelina podem substituir a exigência por frio. Se for aplicada giberelina, estas plantas rapidamente se alongarão e depois florescerão. A aplicação de giberelina em plantas de dias curtos ou em plantas de dias longos que não formam rosetas apresenta pequeno efeito sobre (ou inibem) as respostas de floração. Entretanto, se a síntese de giberelina é inibida quando a planta está sendo exposta a um ciclo indutivo apropriado, ela não florescerá, a menos que seja tratada com giberelina.

Movimentos Násticos

Movimentos násticos são movimentos da planta que ocorrem em resposta a um estímulo, mas cuja direção independe da posição da origem do mesmo. Provavelmente, os movimentos násticos mais amplamente difundidos sejam os movimentos de repouso. Conhecidos tecnicamente como movimentos nictinásticos ("fechamento no escuro" do grego *nyktos*, noite, e *nastic*, fechado; mudança na posição em uma direção específica), eles constituem os movimentos das folhas para cima e para baixo em resposta aos ritmos diários de claro e escuro. As folhas são orientadas verticalmente no escuro e horizontalmente na presença de luz. Estes movimentos são particularmente comuns em plantas leguminosas.

A maioria dos movimentos nictinásticos das folhas resulta de mudanças no tamanho das células do parênquima nas junções espessadas encontradas na base de cada folha (ou na base de cada folíolo, se a folha for composta). Este espessamento (*púlvino*), é um cilindro flexível com o sistema vascular limitado à região central. Anatomicamente, todos os púlvinos são constituídos por uma região central representada pelo tecido vascular, este circundado por um córtex conspícuo de células parenquimáticas de paredes delgadas (Fig. 26.22). O movimento dos púlvinos está associado com mudanças no turgor e com as concentrações e expansões concomitantes do parênquima fundamental em lados opostos do púlvino. As mudanças de turgor nas células em contração e expansão são induzidas pelo movimento de íons de potássio entre os dois lados do púlvino, sob o controle do relógio biológico e do fitocromo.

Movimentos *tigmonásticos* (*seismonásticos*), são movimentos násticos resultantes da estimulação mecânica. Estes movimentos são exemplificados pela conhecida "sensitiva" ou "dormideira" (*Mimosa pudica*), cujos folíolos e algumas vezes as folhas inteiras fecham-se rapidamente em resposta ao toque, vibração e estímulo térmico ou elétrico (Fig. 26.23). Da mesma forma que os movimentos de repouso (também exibidos por *M. pudica*), esta resposta é o resultado de uma mudança rápida na pressão de turgor de células específicas do púlvino, na base de cada folíolo da folha. A saída de água destas células acompanha a liberação de íons de potássio para o apoplasto. O acúmulo de íons no apoplasto parece ser desencadeado por uma diminuição do potencial hídrico, resultante de uma acumulação de sacarose



26.22
Representação diagramática do púlvino de Mimosa pudica. (a) *Porção da ráquis mostrando três folíolos, cada um dos quais com um púlvino na base.* (b) *Secção transversal através da ráquis com dois folíolos fechados, mostrando uma vista longitudinal dos púlvinos.* (c) *Secção transversal através de um púlvino mostrando o centro do tecido vascular circundado pelo córtex, o qual consiste em células parenquimáticas grandes de paredes delgadas.*

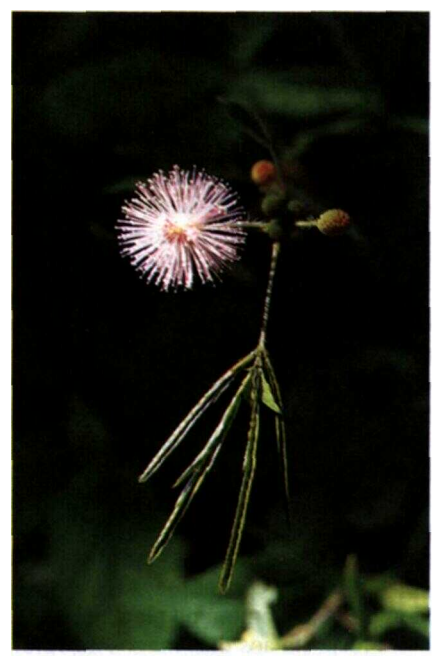
no apoplasto, esta liberada pelo floema. Apenas um único folíolo necessita ser estimulado; o estímulo transmite-se então para outras partes da folha, e ao longo da planta. Dois mecanismos distintos parecem estar envolvidos com a propagação do estímulo na "sensitiva", um elétrico e outro químico.

O mecanismo responsável pelo fechamento rápido (de aproximadamente 0,5 segundo) das folhas de *Dionaea muscipula*, uma planta carnívora, tem sido geralmente explicado como conseqüência de uma rápida perda da pressão de turgor na epiderme superior, a qual se torna flexível e faz com que as duas metades da armadilha se curvem para dentro, ou de um afrouxamento súbito das paredes das células motoras (induzida por um ácido) e sua subseqüente expansão. Estudos recentes levantam dúvidas sobre ambas as explicações e indicam que o movimento destas folhas (armadilha) pode ser dirigido pela pressão de turgor das células do mesófilo subjacente à epiderme superior. Quando a armadilha está aberta, as células do mesófilo estão comprimidas, e o tecido encontra-se sob tensão. A expansão das células do mesófilo dirigida pelo turgor que resulta no fechamento da armadilha não requer um mecanismo de afrouxamento da parede celular. Os processos bioquímicos com o fechamento da armadilha permanecem ainda obscuros. Sabe-se, todavia, que eles são acompanhados por uma acentuada redução nos níveis de ATP. A resposta ao toque apresentada pelas folhas de *Dionaea muscipula,* é altamente especializada (Fig. 26.24).

Efeitos Generalizados dos Estímulos Mecânicos sobre o Crescimento e Desenvolvimento Vegetal: Tigmomorfogênese

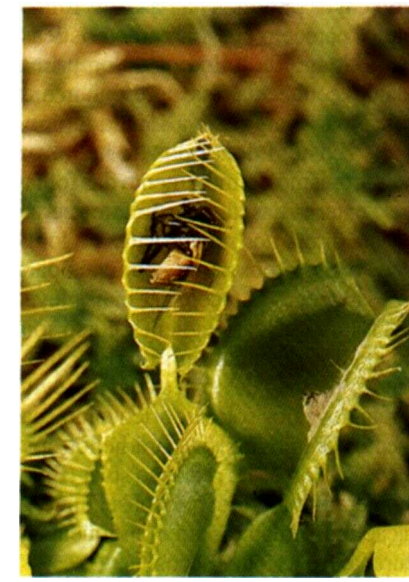
Além das respostas especializadas de algumas plantas ao toque e outros estímulos mecânicos, como aqueles apresentados pela

(a)



(b)

26.23
A planta sensitiva (Mimosa pudica). (a) *Posição normal das folhas e folíolos. As respostas ao toque são mostradas em* (b). *As respostas resultam de mudanças na pressão de turgor de certas células de ligação espessadas, localizadas na base do folíolo (púlvino). Somente um único folíolo necessita ser estimulado para a resposta ocorrer em* (b).



26.24
Resposta ao toque em Dionaea muscipula. *Aqui, uma mosca descuidada, atraída pelo néctar secretado sobre a superfície foliar, pode ser vista na folha antes e após seu fechamento. Cada metade da folha está equipada com três pêlos sensitivos. Quando um inseto anda sobre uma das folhas, ele toca os pêlos, acionando o fechamento da folha (armadilha). As bordas dentadas se entrelaçam, as metades da folha gradualmente se comprimem, e o inseto é pressionado contra as glândulas digestivas da superfície interna da armadilha.*

O mecanismo de captura é tão especializado que é capaz de distinguir presas vivas de objetos inanimados, como grãos de areia e pequenos galhos que caem eventualmente na folha: esta não fechará a menos que dois de seus pêlos sejam tocados de forma sucessiva, ou um pêlo seja tocado duas vezes.

"sensitiva" e *Dionaea muscipula*, as plantas também respondem a estímulos mecânicos alterando o seu padrão de crescimento, um fenômeno conhecido como **tigmomorfogênese**. Embora os botânicos saibam há muito tempo que as plantas crescidas em casa de vegetação tendem a ser mais altas e mais delgadas do que as plantas crescidas fora, só a partir dos anos 70, através dos estudos sistemáticos desenvolvidos por M. J. Jaffe, constatou-se que a fricção regular e o arqueamento dos caules inibiam seu alongamento e estimulavam sua expansão radial, resultando em plantas mais baixas e atarracadas. As plantas em um ambiente natural estão naturalmente sujeitas a estímulos similares, representados pelo vento, gotas de chuva e a fricção provocada pela passagem de animais e máquinas. A oscilação das plantas pelo vento, é um poderoso fator responsável pela tigmomorfogênese.

Como vimos no Cap. 25, respostas semelhantes no crescimento são causadas por mudanças na expressão gênica. Estudos em *Arabidopsis thaliana*, mostram que alguns dos genes cuja expressão é induzida pelo toque, codificam proteínas relacionadas a calmodulina, uma proteína ligada ao cálcio, sugerindo que o Ca^{2+} poderia atuar na mediação das respostas de crescimento. (O Ca^{2+} tem sido relacionado na regulação de inúmeros processos das plantas, incluindo a regulação da mitose, crescimento polarizado da célula, corrente citoplasmática, movimentos trópicos e násticos.) Plantas de *Arabidopsis* estimuladas pelo toque eram sensivelmente mais baixas do que plantas não tocadas (Fig. 26.25).

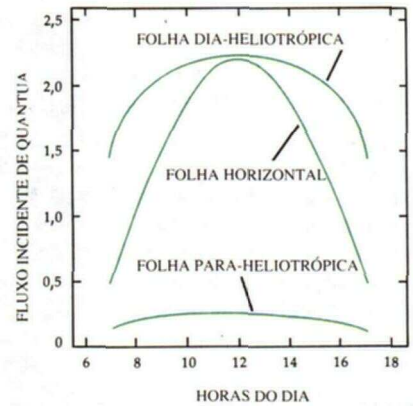
26.25
Plantas de Arabidopsis thaliana *com seis semanas de idade. A planta da esquerda foi tocada duas vezes por dia; a planta da direita é o controle. Tigmomorfogênese é a inibição do crescimento provocado pelo toque ou outra estimulação mecânica não injuriosa, que resulta numa diminuição da altura da planta e em um aumento da espessura.*

Rastreamento Solar

As folhas e flores de muitas plantas têm a habilidade para se mover diuturnamente, orientando-se perpendicular ou paralelamente em relação aos raios solares. Comumente conhecido como *rastreamento solar* (Fig. 26.26), este fenômeno é denominado tecnicamente de **heliotropismo** (do grego *helios*, que significa "sol"). Diferentemente do movimento fototrópico dos caules, o movimento foliar de plantas heliotrópicas não resulta do crescimento assimétrico. Na maioria dos casos, estes movimentos en-

volvem os púlvinos na base das folhas e/ou folíolos. Alguns pecíolos parecem possuir características pulvinares na maior parte ou ao longo de todo o seu comprimento. Alguns exemplos de plantas conhecidas que apresentam movimentos heliotrópicos nas folhas são o algodão, a soja, o lupino e o girassol.

Existem dois tipos de heliotropismo. Em um deles (dia-heliotropismo), o movimento das folhas é de tal forma que a superfície externa das lâminas foliares permanece perpendicular à incidência direta dos raios solares ao longo de todo o dia. Nestas folhas, mais fótons são disponíveis para a fotossíntese, e as taxas fotossintéticas parecem ser mais elevadas ao longo do dia do que nas folhas que não seguem o curso solar, ou que apresentam o segundo tipo de heliotropismo (Fig. 26.27). Neste segundo tipo, durante o período de seca, as plantas evitam ativamente a incidência direta dos raios solares, orientando suas lâminas foliares paralelamente aos raios do sol (para-heliotropismo). Esta orientação minimiza a absorção da radiação solar (Fig. 26.27), diminuindo assim a temperatura foliar e, por conseguinte, a perda de água por transpiração, aumentando, em conseqüência, a sobrevivência da planta durante os períodos secos.



26.27
Comparação da radiação solar fotossinteticamente útil (incidente), entre 400 e 700 nanômetros, sobre uma folha dia-heliotrópica, uma folha que não acompanha o curso solar (horizontal), e uma folha para-heliotrópica, ao longo de um dia.

(a)

(b)

26.26
(a) *Folhas de lupino* (Lupinus arizonicus) *orientadas na direção d curso solar. Este fenômeno é comumente conhecido como o acompanhamento solar* (b). *Acompanhamento solar em um campo ι girassóis* (Helianthus annuus).

Resumo

As plantas possuem uma variedade de adaptações que as possibilitam detectar e responder às alterações no seu meio ambiente. O fototropismo, ou encurvamento do sistema caulinar em crescimento longitudinal em direção à luz, é um exemplo destas adaptações. O crescimento diferencial das plântulas é causado pela migração lateral da auxina, um hormônio vegetal influenciado pela luz. O fotorreceptor para esta resposta é um pigmento que absorve luz azul. O geotropismo é a resposta dada pelo sistema caulinar ou radicular à força de gravidade da terra. O movimento da auxina em direção à superfície inferior de um sistema caulinar ou raiz, orientado horinzontalmente, parece desempenhar alguma função sobre a curvatura ascendente da parte aérea, e na curvatura descendente das raízes, respectivamente. Aparentemente, o cálcio apresenta um papel importante nas respostas graviotrópicas tanto nas partes aéreas quanto nas raízes. O local da percepção da gravidade pelas raízes parece estar localizado na columela das células da coifa. Tigmotropismo é a resposta ao contato com um objeto sólido, como é o caso do enrolamento das gavinhas.

Os ritmos circadianos são ciclos de atividade que ocorrem em intervalos de aproximadamente 24 horas em um organismo sob condições ambientais constantes. Estes ritmos são endógenos, não causados por fatores ambientais, mas por algum mecanismo interno de marcação de tempo (relógio biológico), de natureza química e física, sobre o qual pouco se sabe.

Fotoperiodismo é a resposta dos organismos às mudanças de luz e escuro em ciclos de 24 horas. Tais respostas controlam o início da floração em muitas plantas. Algumas plantas, conhecidas como plantas de dias longos, florescem somente quando os períodos de luz excederem uma duração crítica. Outras plantas, as de dias curtos, florescem apenas quando os períodos luminosos são menores do que um certo período crítico. Plantas de dia neutro florescem independentemente dos fotoperíodos. Alguns experimentos têm mostrado que é o período de escuro, mais do que o período luminoso, o fator crítico.

O fitocromo, um pigmento comumente presente nos tecidos das plantas, é a molécula fotorreceptora que detecta as tran-

sições entre a luz e o escuro. O pigmento pode existir sob duas formas, F_V e F_{VE}. A forma F_V absorve luz vermelha e é em conseqüência convertida na forma F_{VE}. A forma F_{VE} absorve o vermelho-longo e é convertida em F_V. F_{VE} é a forma ativa do pigmento; ele promove a floração em plantas de dias longos, inibe a floração em plantas de dias curtos, estimula a germinação de sementes de alface e promove o crescimento normal de plântulas.

Tanto nas plantas de dias longos quanto nas de dias curtos, o fotoperíodo é percebido pelas folhas, embora a resposta ocorra na gema. Embora ainda não isolada ou identificada, uma substância química move-se pelo floema, indo das folhas para as gemas, onde ela induz a floração. Ao menos para certas plantas há fortes evidências sugerindo o envolvimento de substâncias estimulatórias e inibitórias da floração.

A alternância de períodos de crescimento e períodos de repouso permite à planta sobreviver sob condições de escassez hídrica bem como temperaturas extremamente baixas e elevadas. A dormência é uma condição especial de parada do crescimento, no qual toda planta, ou algumas estruturas como sementes ou gemas, só retomam o crescimento através de sinais ambientais especiais. A exigência de tais sinais, como exposições ao frio, seca e um fotoperíodo adequado, previne a quebra da dormência do tecido durante condições passageiramente favoráveis. A redução do comprimento do dia é o fator primário envolvido na indução da dormência nas gemas. A aclimatação ao frio leva a um aumento de resistência ao frio, uma habilidade da planta para sobreviver sob condições extremas de frio no inverno. A vernalização diz respeito à promoção da floração em plantas de inverno, através da manutenção das sementes a temperaturas baixas. Hormônios, frio e luz interagem entre si para modificar as respostas das plantas.

Os movimentos vegetais decorrentes de respostas a um estímulo, e cuja direção independe da direção deste estímulo, são chamados de movimentos násticos. Entre estes os de ocorrência mais ampla são os movimentos de repouso, representados pelos movimentos para cima e para baixo das folhas em resposta ao ritmo diário de luz e escuro. Movimentos násticos que resultam do toque incluem o fechamento de folhas de plantas carnívoras como a *Dionaea muscipula*. As plantas podem também responder a estímulos mecânicos pela alteração de seus padrões de crescimento, um fenômeno conhecido como tigmomorfogênese.

As folhas e flores de certas espécies de plantas seguem acompanhando o curso do sol durante o dia, maximizando ou minimizando a absorção da radiação solar.

Sugestão para Leituras Adicionais

Becker, Wayne M., and David W. Deamer: *The World of the Cell,* 2d ed; The Benjamin/ Cummings Publishing Company, Inc., Redwood City, Calif., 1991.

Um livro excepcional de biologia celular geral, inclui tópicos em bioenergética e energia do metabolismo celular; destinado a estudantes de graduação.

Bernier, G.: "The Control of Floral Evocation and Morphogenesis," *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 39:175-219, 1988.

Uma minuciosa revisão de todos os aspectos da iniciação floral.

Brady, John: *Biological Clocks*, Studies in Biology, No. 104, University Park Press, Baltimore, Md., 1979*.

Uma interessante e bem escrita introdução no tema de relógios biológicos e seus estudos experimentais.

Davies, P.J. (ed.): *Plant Hormones and Their Role in Plant Growth and Development*, Martinus Nijhoff Publishers, Dordrecht, The Netherlands, 1987.*

Um avançado livro-texto que serve como guia para cursos em nível de graduação em hormônios vegetais; escrito por vários autores.

Ellmore, George S.: "The Organization and Plasticity of Plant Roots," *Scanning Electron Microscopy* III:1083-1102, 1982.

Uma interessante descrição da raiz vegetal como um órgão dinâmico, descrevendo a flutuação de seus componentes estruturais e fisiológicos através de sua evolução.

Gould Fred: "Evolutionary Biology and Genetically Engineered Crops", *BioScience* 38:26-33, 1988.

O autor considera as respostas evolucionárias pontenciais do organismo indígena até os cultivos geneticamente modificados que podem anular as vantagens dos cultivos, com particular atenção aos cultivos geneticamente modificados que contenham genes que codificam para resistência a pesticidas.

Kendrick, Richard E., and Barry Frankland: *Phytochrome and Plant Growth*, Studies in Biology, No. 68, 2d ed., Edward Arnold Publishers, London, 1983.*

Uma concisa e bem ilustrada introdução às propriedades moleculares e fisiológicas dos fitocromos.

Kendrick, Richard E., and G.H.M. Kronenberg (eds.): *Photomorphogenesis in Plants*, Martinus Nijhoff Publishers, Dordrecht, The Netherlands, 1986.*

Um avançado livro-texto com vasto acesso interdisciplinar no campo da fotomorfogênese; escrito por múltiplos autores.

Lal, Rup, and Sukanya Lal (eds.): *Crop Improvement Utilizing Biotechnology*, CRC Press, Boca Raton, Florida, 1989.

Uma compreensiva narrativa de todos os aspectos virtuais da biotecnologia vegetal.

Lewis, Ricki: "Making Sense out of Antisense," *BioScience* 39:590-593, 1989.

Uma discussão interessante de uma eficiente técnica que utiliza uma seqüência gênica complementar como uma ferramenta precisa para desativar a expressão de um gene.

Raab, Mandy M., and Ross E. Koning: "How Is Floral Expansion Regulated?" *BioScience* 38:670-674, 1988.

Uma consideração sobre a função dos hormônios vegetais no controle do crescimento das partes florais.

Salisbury, Frank B., and Cleon W. Ross: *Plant Physiology*, 4th ed., Wadsworth Publishing Co., Inc., Belmont, Calif., 1991.

Uma detalhada e proveitosa revisão do assunto.

Steeves, Taylor A., and Ian M. Sussex: *Patterns in Plant Development*, 2d ed., Prentice Hall, Inc., Englewood Cliffs , N.J., 1989.

Um texto excepcionalmente bem escrito e ilustrado que deve ser lido por todos os estudantes interessados em morfogênese vegetal.

Stryer, Lubert: *Biochemistry*, 3d ed., W.H. Freeman and Company, San Francisco, 1988.

Uma boa introdução à enérgética celular.

Torrey, John G: " The Development of Plant Biotechnology," *American Scientist* 73:354-363, 1985.

Uma apresentação informativa e interessante da história da biotecnologia vegetal, iniciando com as idéias de Justus von Liebig em 1840, incluindo considerações dos problemas atuais e perspectivas para o futuro.

Weising, Kurt, Jeff Schell, and Günter Kahl: "Foreign Genes in Plants: Transfer, Structure, Expression, and Applications," *Annual Review of Genetics* 22:421-477, 1988.

Uma excelente revisão de plantas modificadas usando plasmídeo-Ti de Agrobacterium tumefaciens, *técnicas de transformação em plantas e aplicação da engenharia genética vegetal.*

Wilkins, Malcolm B. (ed.): *Advanced Plant Physiology*, Pitman Press, Bath, England, 1984.

Um avançado livro- texto de fisiologia vegetal, escrito por múltiplos autores.

* Disponível em brochura.

CAPÍTULO 27

Nutrição Vegetal e Solos

27.1
Plantas como esta espécie de Sedum *vista aqui, crescendo em recifes acima da arrebentação, requerem pouco mais que luz, água e certos elementos químicos para manter a vida. Fotografado em Redwood National Park, Califórnia.*

Necessidades Gerais de Nutrientes

As plantas devem obter do ambiente os materiais brutos específicos para as complexas reações bioquímicas necessárias à manutenção de suas células e ao seu crescimento. Além da luz, as plantas necessitam de água e certos elementos químicos para o metabolismo e o crescimento. Grande parte do desenvolvimento evolutivo das plantas envolveu especializações estruturais e funcionais necessárias à absorção eficiente desses materiais brutos e sua distribuição às células em toda a planta.

Ao contrário do que ocorre com os animais, a demanda nutricional das plantas é relativamente simples. Sob condições ambientais favoráveis, a maioria das plantas verdes pode usar a energia luminosa para transformar CO_2 e H_2O em compostos orgânicos usados como fonte de energia. Elas também podem sintetizar todos os seus aminoácidos e vitaminas usando nutrientes inorgânicos extraídos do ambiente.

A auto-suficiência das cianobactérias fixadoras de nitrogênio é particularmente admirável. Através do processo de fixação de nitrogênio, elas convertem nitrogênio atmosférico em formas de nitrogênio que podem ser utilizadas na síntese de aminoácidos e proteínas. Além disso, é claro, realizam fotossíntese.

A nutrição de plantas envolve a absorção de todos os materiais brutos do ambiente necessários para os processos bioquímicos essenciais à distribuição desses materiais dentro da planta e à sua utilização no metabolismo e crescimento.

NUTRIENTES INORGÂNICOS ESSENCIAIS

Desde o começo do século passado, químicos e botânicos têm analisado plantas e demonstrado que certos elementos químicos eram absorvidos do ambiente. Contudo, havia dúvida se os elementos absorvidos eram impurezas ou constituintes necessários para funções essenciais. Até a metade da década de 80 do século passado, estabeleceu-se que pelo menos 10 dos elementos químicos presentes nas plantas eram necessários para o crescimento normal. Na ausência de qualquer um desses elementos, as plantas exibiam anomalias características de crescimento ou sintomas de deficiência, e freqüentemente tais plantas não se repro-

27.2
Deficiências de um ou mais nutrientes inorgânicos essenciais resultam em crescimento e desenvolvimento vegetal anormais. Aqui são mostrados os efeitos das deficiências de zinco (a) *e boro* (b) *em tomateiros. Nos dois casos, a planta da esquerda representa o controle.*

duziam normalmente. Esses 10 elementos — carbono, hidrogênio, oxigênio, potássio, cálcio, magnésio, nitrogênio, fósforo, enxofre e ferro — foram apontados como elementos químicos essenciais para o crescimento vegetal. Eles são também chamados minerais essenciais, ou **nutrientes inorgânicos essenciais.**

Nos primeiros anos deste século, o manganês também foi reconhecido como um elemento essencial. Durante os 50 anos seguintes, com a ajuda de técnicas melhoradas para a remoção de impurezas de soluções nutritivas, cinco elementos adicionais — zinco, cobre, cloro, boro e molibdênio — foram reconhecidos como essenciais, sendo que o cloro foi tido como tal somente em 1954. Atualmente, esses 16 elementos são geralmente considerados essenciais para a maioria das plantas (Fig. 27.2).

CONCENTRAÇÃO DOS NUTRIENTES NAS PLANTAS

Análises químicas de nutrientes inorgânicos essenciais são um meio útil de determinação da quantidade relativa dos vários elementos necessários para o crescimento normal de diferentes espécies vegetais. Resultados típicos de tais análises químicas são dados no Quadro 27.1. As análises desse tipo são particularmente valiosas na agricultura como um guia para verificar o estado nutricional das plantas e a necessidade de aplicações de fertilizantes. Deficiências nutricionais potenciais em rebanhos que consomem plantas específicas podem também ser preditas por análises dos nutrientes inorgânicos dessas plantas.

A concentração de elementos específicos nas plantas varia numa ampla faixa. Com base na concentração usual nas plantas, os nutrientes inorgânicos essenciais podem ser divididos em dois amplos grupos — macronutrientes e micronutrientes. Em geral, **macronutrientes** são elementos necessários em grandes quantidades, e **micronutrientes** ("elementos-traço") são aqueles necessários em muito pouca quantidade, ou traços (Quadro 27.2).

Certas espécies de plantas e grupos taxonômicos são caracterizados por quantidades incomumente altas ou baixas de certos elementos específicos (Fig. 27.3). Como resultado, plantas crescendo numa mesma mistura de nutrientes podem diferir bastante no conteúdo endógeno desses mesmos nutrientes. Compare as análises no Quadro 27.1 para o milho (uma monocotiledônea) e a alfafa (uma dicotiledônea). As dicotiledôneas geralmente requerem uma maior quantidade de cálcio e boro em comparação com as monocotiledôneas.

Estudos nutricionais têm estabelecido que alguns elementos são essenciais somente para um limitado grupo de plantas ou para plantas que crescem sob condições ambientais específicas.

Quadro 27.1 ***Exemplos de análises inorgânicas de plantas***

Elemento	Concentração do Elemento		
	Alfafa	Milho*	Carvalho Branco**
Macronutrientes			
Nitrogênio	3,12%	2,81%	2,19%
Potássio	2,77	1,86	0,85
Cálcio	1,70	0,40	0,82
Fósforo	0,35	0,28	0,19
Magnésio	0,41	0,27	0,36
Enxofre	0,29	0,18	0,13
Micronutrientes			
Ferro	190 ppm†	110 ppm	126 ppm
Cloro	8800	3100	43
Cobre	9	6	8
Manganês	62	80	572
Zinco	57	27	22
Molibdênio	1,40	1,03	6,21
Boro	35	14	38
Elementos Essenciais para Algumas Plantas ou Organismos			
Sódio	4300 ppm	127 ppm	210 ppm
Cobalto	0,21	0,16	—

* Apenas ramos; grãos não foram incluídos na análise.
** Folha e ramos produzidos por ano.
† Abreviação para parte por milhão; o ppm é igual a unidades de peso de um elemento por milhões de unidades de material vegetal seco em forno; 1% equivale a 10.000 ppm.

(a) (b)

27.3
(a) *As plantas da família da mostarda, como o agrião da terra* (Barbarea vulgaris), *usam o enxofre na síntese do óleo de mostarda que dá às plantas o seu sabor picante. Essas plantas de mostarda crescem em Ithaca, Nova Iorque.* (b) *As plantas conhecidas como rabo-de-cavalo incorporam silício nas suas paredes celulares, fazendo-as indigestas para a maioria dos herbívoros, mas úteis, pelo menos na América Colonial, para esfregar panelas. Esses ramos vegetativos, bem como alguns ramos férteis em formato de haste do rabo-de-cavalo* Equisetum telemateia, *foram fotografados na Califórnia.*

Leguminosas, como a alfafa (*Medicago sativa*), são beneficiadas pela adição de cobalto. Entretanto, não é a alfafa que requer cobalto, mas a bactéria simbiótica fixadora de nitrogênio que cresce em associação com as raízes dessa planta. Como indicado no Quadro 27.1, o sódio está presente em algumas plantas em concentração relativamente alta. Observou-se por muitos anos que o sódio pode suprir, parcialmente, a necessidade de potássio em algumas espécies. Estudos têm mostrado que, em outras espécies, o sódio é um elemento essencial por si mesmo. Por exemplo, sódio parece ser necessário a plantas C_4 e a certas halófitas (ver Cap. 23). Além disso, demonstrou-se que plantas de soja na ausência de níquel acumulam concentrações tóxicas de uréia em lesões necróticas (tecido morto) no topo de suas folhas, exibindo crescimento reduzido. Adição de níquel ao meio nutricional previne a acumulação de uréia, a necrose e a redução do crescimento, demonstrando assim a essencialidade do níquel para a soja.

O Quadro 27.1 inclui dois elementos — sódio e cobalto — que não são essenciais para todas as plantas cultivadas mas são essenciais para animais herbívoros consumidores dessas plantas. Por exemplo, se a concentração de cobalto nas culturas forrageiras é menor que 0,1 ppm, os animais que comem essas plantas irão provavelmente exibir sintomas de deficiência de cobalto.

Funções dos Nutrientes Inorgânicos nas Plantas

Nutrientes inorgânicos são essenciais em muitos aspectos do crescimento e metabolismo. O Quadro 27.2 lista os nutrientes inorgânicos necessários à maioria das plantas, a forma mais comum pela qual eles são absorvidos do ambiente, sua faixa usual de concentração e algumas de suas funções.

FUNÇÕES ESPECÍFICAS *VERSUS* NÃO-ESPECÍFICAS

Íons inorgânicos afetam a osmose (Cap. 4) e assim ajudam a regular o balanço hídrico. Devido ao fato de muitos íons inorgânicos serem intercambiáveis nessa função, em muitas plantas essa necessidade particular é descrita como não-específica. Por outro lado, um nutriente inorgânico pode funcionar como parte de uma molécula biológica essencial; nesse caso, a necessidade é altamente *específica*. Um exemplo de uma função específica é a presença de magnésio na molécula da clorofila (ver Fig. 7.6). Alguns nutrientes inorgânicos são constituintes essenciais para as membranas celulares, enquanto outros controlam a permeabilidade dessas membranas. Há nutrientes inorgânicos que são componentes indispensáveis de uma variedade de sistemas enzimáticos celulares. Por fim, alguns nutrientes criam um ambiente iônico apropriado no qual as reações biológicas podem ocorrer.

Devido ao fato de os nutrientes inorgânicos preencherem necessidades tão básicas e estarem envolvidos em processos tão fundamentais, as deficiências afetam uma ampla variedade de estruturas e funções no corpo vegetal.

Catalisadores

Um papel-chave dos nutrientes inorgânicos é sua participação como catalisadores de algumas das reações enzimáticas da célula vegetal. Em alguns casos, eles são uma parte estrutural essencial (um "grupo prostético") de uma enzima. Em outros casos,

Quadro 27.2 *Um resumo das funções dos nutrientes inorgânicos nas plantas*

Elemento	Principal Forma na Qual o Elemento é Absorvido	Concentração Usual em Plantas Sadias (% ou ppm do Peso Seco)	Funções Importantes
Macronutrientes			
Carbono	CO_2	~44%	Componente de compostos orgânicos
Oxigênio	H_2O ou O_2	~44%	Componente de compostos orgânicos
Hidrogênio	H_2O	~ 6%	Componente de compostos orgânicos
Nitrogênio	NO_3^- ou NH_4^+	1-4%	Componente de aminoácidos, proteínas, nucleotídeos, ácidos nucléicos, clorofilas e coenzimas
Potássio	K^+	0,5-6%	Envolvido na osmose e balanço iônico e na abertura e fechamento de estômatos; ativador de muitas enzimas
Cálcio	Ca^{2+}	0,2-3,5%	Componente de parede celular; cofator de enzimas; envolvido na permeabilidade da membrana celular; componente da calmodulina, um regulador de membrana e atividade enzimática
Fósforo	$H_2PO_4^-$ ou HPO_4^{2-}	0,1–0,8%	Componente de compostos fosfatados que encerram energia (ATP e ADP), ácidos nucléicos, várias coenzimas essenciais, fosfolipídios
Magnésio	Mg^{2+}	0,1–0,8%	Parte da molécula de clorofina; ativador de muitas enzimas
Enxofre	SO_4^{2-}	0,05–1%	Componente de alguns aminoácidos e proteínas e da coenzima A
Micronutrientes			
Ferro	Fe^{2+} ou Fe^{3+}	25-300 ppm	Necessário para a síntese de clorofina; componente dos citocromos e da nitrogenase
Cloro	Cl^-	100-10.000 ppm	Envolvido na osmose e balanço iônico; provavelmente essencial nas reações fotossintéticas que produzem oxigênio
Cobre	Cu^{2+}	4-30 ppm	Ativador ou componente de algumas enzimas
Manganês	Mn^{2+}	15-800 ppm	Ativador de algumas enzimas; necessário para integridade da membrana do cloroplasto e para a liberação do oxigênio na fotossíntese
Zinco	Zn^{2+}	15-100 ppm	Ativador ou componente de muitas enzimas
Molibdênio	MoO_4^{2-}	0,1-0,5 ppm	Necessário para a fixação do nitrogênio e a redução do nitrato
Boro	$B(OH)_3$ ou $B(OH)_4^-$	5-75 ppm	Influencia a utilização do Ca^{2+}, a síntese de ácidos nucléicos e a integridade da membrana
Elementos Essenciais para Algumas Plantas ou Organismos			
Sódio	Na^+	Traço	Envolvido no balanço osmótico e iônico; provavelmente não essencial para muitas plantas; necessário para algumas espécies do deserto e mangues, podendo ser necessário para todas as plantas que utilizam a via C_4 da fotossíntese
Cobalto	Co^{2+}	Traço	Necessário aos microrganismos fixadores de nitrogênio

eles servem como ativadores ou reguladores de certas enzimas. Potássio, por exemplo, o qual provavelmente afeta de 50 a 60 enzimas, é tido como regulador da conformação de algumas proteínas. A mudança da forma de uma enzima pode, por exemplo, expor ou obstruir sítios de reação.

Transporte de Elétrons

Muitas das atividades bioquímicas da célula, incluindo a fotossíntese e a respiração, são reações de oxirredução (ver Cap. 5). Nessas reações, elétrons são transferidos para uma molécula que funciona como receptor de elétrons ou retirados de uma que funciona como doador dos mesmos. Os citocromos, os quais contêm ferro (ver Fig. 6.9), estão envolvidos na transferência de elétrons.

Componentes Estruturais e Moleculares

Alguns elementos minerais exercem a função de componentes estruturais das células, seja como parte de uma estrutura física

(Fig. 27.3b), ou como parte de moléculas envolvidas no metabolismo celular. O cálcio combina-se com ácido péctico na lamela média da parede celular vegetal. O fósforo está presente no esqueleto de açúcar-fosfato do DNA e do RNA e nos fosfolipídios da membrana celular. O nitrogênio é um componente essencial dos aminoácidos, clorofilas e nucleotídeos. O enxofre é encontrado em dois aminoácidos, formando, assim, um componente das proteínas.

Osmose

O movimento da água para dentro ou para fora de células vegetais, como discutimos no Cap. 4, é altamente dependente da concentração de solutos na célula e no meio circundante. A absorção de íons pela célula vegetal pode assim resultar na entrada de água dentro da célula. O aumento da pressão de turgor é responsável pela expansão de células imaturas, a qual é a principal causa do crescimento celular e pela manutenção da turgescência das células maduras (ver Cap. 4). Esse é um exemplo de conversão de energia de uma forma para outra por um sistema vivo; a energia química (ATP) gasta na absorção ativa de íons pela célula vegetal é transformada em energia física do movimento da água.

Efeitos na Permeabilidade Celular

O cálcio tem efeito direto nas propriedades físicas de membranas celulares. Quando há uma deficiência de cálcio, as membranas perdem a sua integridade e os solutos dentro das membranas vazam.

O Solo

O solo é a fonte primária de nutrientes para as plantas. Os solos devem fornecer às plantas não somente um suporte físico, mas também os nutrientes inorgânicos adequados. Além disso, o solo fornece água e um ambiente gasoso conveniente para o desenvolvimento do sistema radicular. A compreensão da origem dos solos, suas propriedades químicas e físicas e a relação desses fatores com o que é necessário para o crescimento vegetal é essencial para o planejamento da adubação de campos cultivados.

INTEMPERISMO DA CROSTA TERRESTRE

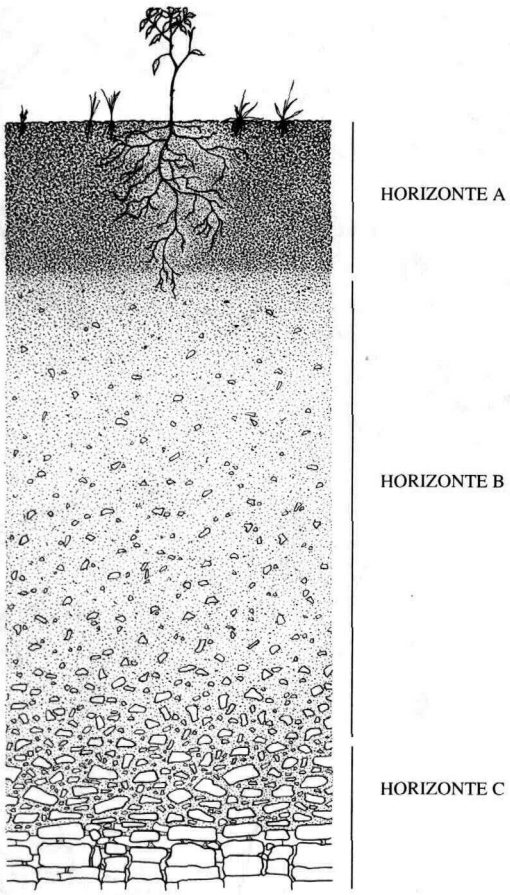
Os nutrientes inorgânicos utilizados pelas plantas são derivados da atmosfera e do intemperismo de rochas na crosta terrestre. A terra é composta de 92 elementos de ocorrência natural, os quais são freqüentemente encontrados na forma de minerais. **Minerais** são compostos inorgânicos que ocorrem naturalmente e que são usualmente formados de dois ou mais elementos em proporções definidas de peso (ver Apêndice A). Quartzo (SiO_2) e calcita ($CaCO_3$) são exemplos de minerais.

A maioria das rochas é constituída de muitos minerais diferentes, sendo as mesmas divididas em três grupos baseados em sua origem e formação. Rochas *ígneas*, como o granito, são derivadas diretamente de material fundido e, na maioria dos casos, foram originalmente formadas quando a Terra se esfriou e se solidificou. Como resultado do intemperismo, rochas ígneas e outros tipos de rochas podem ser quebradas em componentes solúveis e insolúveis. Após serem transportados pela água, vento, ou pelo degelo das geleiras, esses componentes formam novos depósitos — usualmente em locais mais baixos — que, por sua vez, tornam-se cimentados e solidificam-se formando rochas *sedimentares*. Como exemplos desse processo temos o filito, o arenito e a pedra-calcária. Embora as rochas sedimentares componham somente cerca de 5% da crosta terrestre, elas são de grande importância, pois ocorrem em grande extensão da superfície terrestre ou próximo dela. Sob calor extremo e grandes pressões dentro da terra, rochas sedimentares e ígneas podem transformar-se num terceiro tipo de rocha — a *metamórfica*. Dessa forma, o quartzito é formado a partir de arenito, ardósia a partir de filito e mármore a partir de rocha calcária.

Processos de intemperização, envolvendo desintegração física e decomposição química de minerais e rochas na superfície terrestre ou próximo dela, produzem os materiais inorgânicos a partir dos quais o solo é formado. Intemperismo envolve congelamento e degelo ou aquecimento e resfriamento, os quais causam a expansão ou contração das substâncias nas rochas, rompendo-as. A água e o vento freqüentemente carregam fragmentos de rochas por grandes distâncias, exercendo um atrito que os quebra e os reduz em partículas ainda menores. A água penetra entre essas partículas e os materiais solúveis dissolvem-se nela. A água em combinação com dióxido de carbono e impurezas do ar, como dióxido de enxofre e óxidos de nitrogênio, forma ácidos diluídos que ajudam a dissolver materiais que são menos solúveis em água pura. A formção do solo pode ocorrer no sítio de intemperismo, ou os materiais de origem podem ser transportados para outros lugares por gravidade, vento ou pelo degelo das geleiras.

Os solos também contêm materiais orgânicos. Se as condições de luz e temperatura permitem, bactérias, fungos, al-

27.4
O sistema radicular denso das gramíneas ancora e mantém o solo no lugar.



27.5
Os três horizontes primários, ou camadas de solo, em um solo típico. Cada horizonte é descrito no texto.

gas, liquens, briófitas e pequenas plantas vasculares estabelecem-se sobre ou entre as rochas intemperizadas e minerais. Raízes em crescimento também quebram rochas, e os restos das plantas e animais em decomposição contribuem para a acumulação de materiais orgânicos. Finalmente, plantas de maior porte, ao crescerem, seguram o solo com seus sistemas radiculares (Fig. 27.4), propiciando o início de uma nova comunidade.

Examinando uma seção vertical de solo (Fig. 27.5), podem-se observar variações na cor, na quantidade de material orgânico vivo e morto, na porosidade, na estrutura e na extensão do intemperismo. Essas variações, geralmente, resultam em uma sucessão de camadas distintas que os estudiosos de solo chamam de **horizontes**. Pelo menos três horizontes são reconhecidos.

O horizonte A (muitas vezes chamado de solo superficial) é a região superior, de grande atividade física, química e biológica. O horizonte A contém a maior quantidade de material orgânico do solo, tanto vivo quanto morto, tais como grandes quantidades de folhas mortas e em decomposição e outras partes de plantas, insetos e outros pequenos artrópodos, minhocas, protistas, nematóides e organismos decompositores (Fig. 27.6).

O horizonte B é a região de deposição. O óxido de ferro e as partículas de argila e pequena quantidade de material orgânico estão entre os materiais carregados do horizonte A para o B pela água que percola através do solo. O horizonte B contém muito menos material orgânico e é menos intemperizado que o horizonte A acima dele.

O horizonte C é composto por rochas intemperizadas e minerais a partir dos quais o verdadeiro solo dos horizontes superiores é formado.

COMPOSIÇÃO DO SOLO

O solo consiste em material sólido e espaços porosos (o espaço ao redor das partículas do solo). Diferentes proporções de ar e água ocupam o espaço poroso, dependendo das condições de umidade prevalecentes. A água do solo está presente primariamente como uma película na superfície das partículas do solo.

Os fragmentos de rocha e minerais no solo variam em tamanho desde grãos de areia, os quais podem ser vistos facilmente a olho nu, até partículas de argila tão pequenas que não podem ser vistas até sob o poder de um microscópio de luz. A classificação que se segue é um esquema para categorizar as partículas do solo (também conhecidas como frações do solo) de acordo com os seus tamanhos.

Fração	Diâmetro (em micrômetros)
Areia grossa	200–2.000
Areia fina	20–200
Silte	2–20
Argila	menor que 2

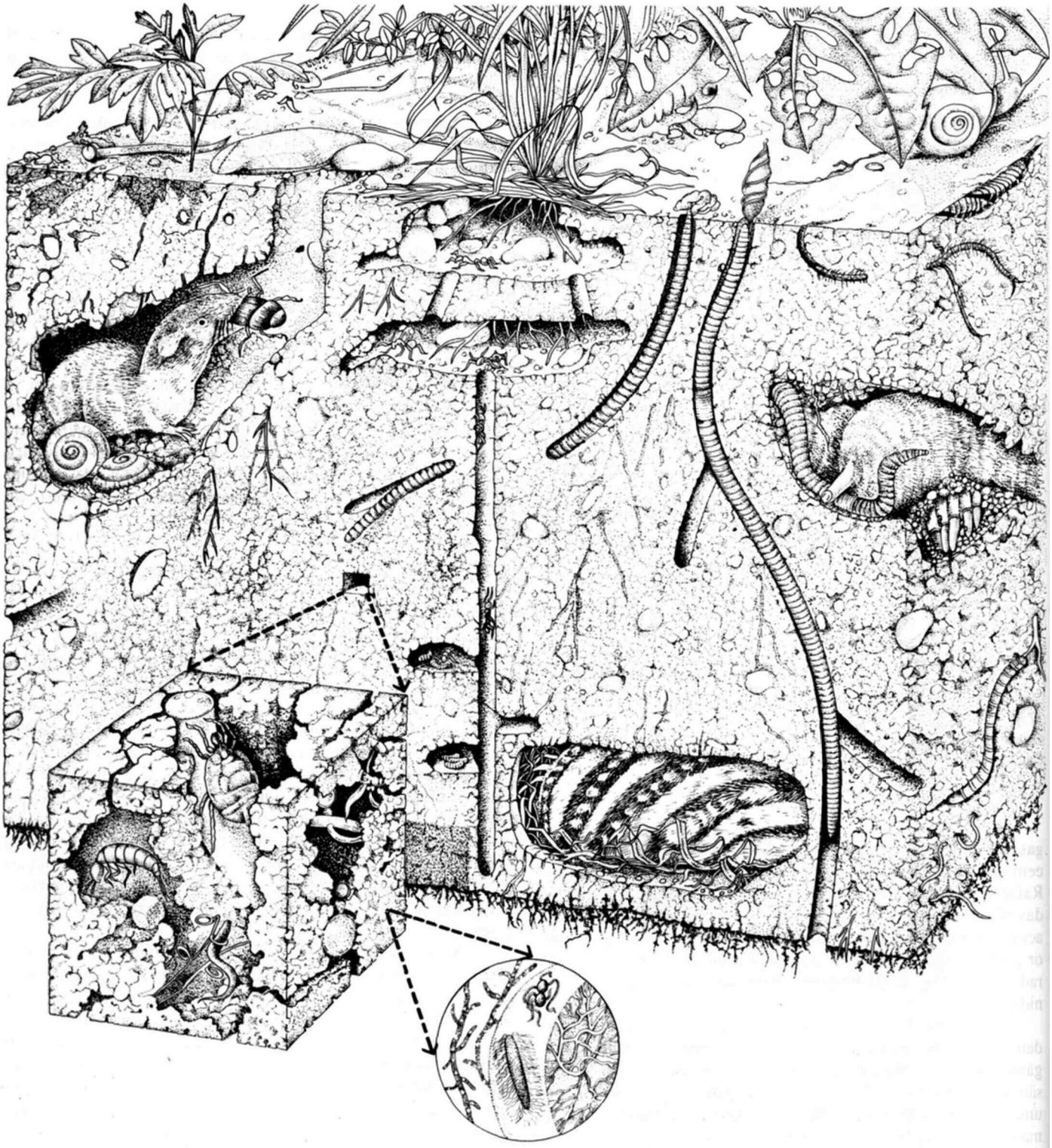
Os solos contêm uma mistura de partículas de diferentes tamanhos e são divididos em classes texturais de acordo com a proporção dessas partículas presentes na mistura. Por exemplo, solos que contêm 35% ou menos de argila e 45% ou mais de areia são arenosos; aqueles contendo 40% ou mais de silte são siltosos. **Solos de textura média** contêm areia, silte e argila em proporções que resultam em um solo propício para a agricultura. Essa mistura é ideal por duas razões. As partículas de solo grosseiras proporcionam melhor drenagem, enquanto as partículas de solo finas têm alta capacidade de retenção de nutrientes.

A matéria sólida dos solos consiste tanto em materiais orgânicos quanto inorgânicos, com a proporção variando bastante nos diferentes solos. Os componentes orgânicos incluem restos de organismos em vários estágios de decomposição, uma grande fração decomposta conhecida como **húmus**, e uma ampla faixa de plantas e animais vivos. Estruturas tão grandes como raízes de árvores podem ser incluídas, mas a fase viva é dominada por fungos, bactérias e outros microrganismos.

SOLOS E ÁGUA

Aproximadamente 50% do volume total do solo é formado por espaços porosos, os quais são preenchidos por proporções variadas de ar e água, dependendo das condições de umidade. Uma quantidade adequada de oxigênio é disponível para o crescimento radicular e outras atividades biológicas, quando a água não ocupa mais que a metade dos espaços porosos.

Depois de uma forte chuva ou irrigação, os solos retêm uma certa quantidade de água e permanecem úmidos até a remoção



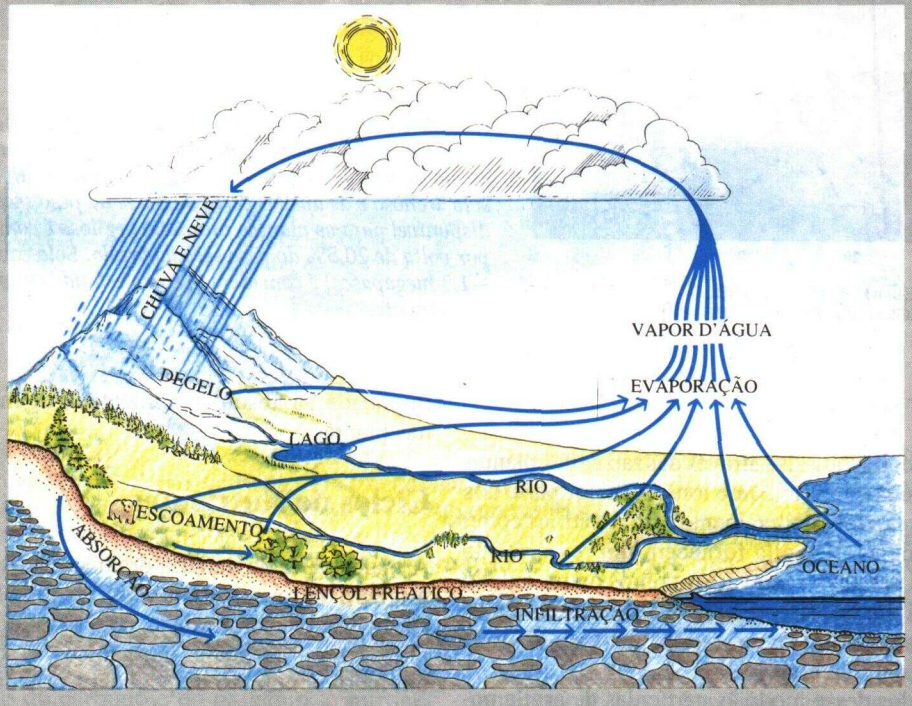
27.6
As plantas compartilham o solo com um vasto número de organismos vivos, variando de micróbios a pequenos mamíferos como toupeiras, mussaranhos e marmotas. Multidões de criaturas cavadoras — mais precisamente formigas e minhocas — aeram o solo e aumentam sua capacidade de absorver água. Chamadas por Aristóteles "os intestinos da terra", as minhocas refinam o solo processando-o através de seu intestino. O solo refinado é depois depositado na superfície na forma de dejetos. Num único ano, as atividades combinadas das minhocas podem produzir até 500 toneladas métricas de dejetos por hectare. Os dejetos são muito férteis, contendo cinco vezes o conteúdo de nitrogênio do solo circundante, sete vezes o de fósforo, 11 vezes o de potássio, três vezes o de magnésio e duas vezes o de cálcio. As bactérias e os fungos são os principais decompositores da matéria orgânica nos solos.

O Ciclo da Água

A quantidade de água da Terra é constante, sendo reutilizada continuamente. A maior parte dessa substância (98%) está presente nos oceanos, lagos e rios. Dos 2% restantes, uma fração está congelada no gelo polar e geleiras, uma outra encontra-se no solo, uma parte na atmosfera como vapor de água e uma última parte nos corpos de organismos vivos.

A luz do sol evapora a água dos oceanos, lagos e rios, da superfície úmida dos solos e dos corpos dos organismos vivos, levando-a de volta para a atmosfera, da qual ela retorna novamente como chuva. Esse movimento constante de água da Terra para a atmosfera e de volta para a Terra é conhecido como o ciclo da água. O ciclo da água é conduzido por energia solar.

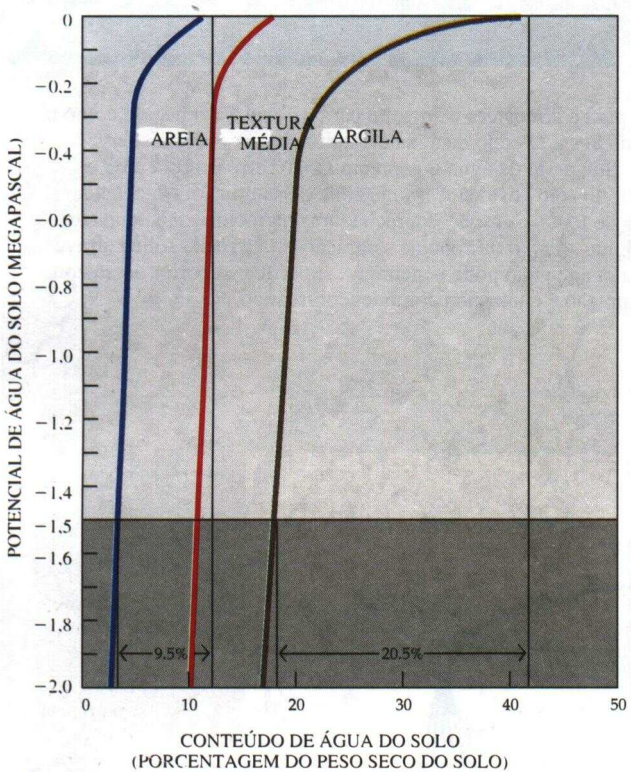
Boa parte da água que precipita na Terra percola para o interior do solo até alcançar uma zona de saturação. Na zona de saturação todos os espaços e rachaduras na rocha estão ocupados com água. Abaixo da zona de saturação está a rocha sólida através da qual a água não pode penetrar. A superfície superior dessa zona de saturação é conhecida como lençol freático.



da água que é retida fracamente pela gravidade. Se os fragmentos que constituem o solo são grandes, os poros e os espaços entre eles serão também grandes e a água irá escoar através do solo rapidamente, sobrando relativamente pouco para o crescimento das plantas nos horizontes A e B. Devido aos seus poros finos e às forças de atração que existem entre as móleculas de água e as partículas de argila de tamanho coloidal, os solos argilosos estão aptos a segurar uma quantidade bem maior de água contra a ação da gravidade. Dessa forma, solos argilosos podem reter três a seis vezes mais água que o volume equivalente de areia, e assim solos com mais argila podem segurar mais água que é disponível para as plantas. A porcentagem de água que um solo pode segurar contra a ação da gravidade é conhecida como sua **capacidade de campo**.

Se uma planta é colocada para crescer indefinidamente numa amostra de solo sem que seja adicionada água, a planta eventualmente não estará apta para absorver água rápido o suficiente para suprir suas necessidades, e irá murchar. Quando o murchamento é intenso, as plantas não conseguem se recuperar mesmo quando colocadas em uma câmara úmida. A porcentagem de água que resta num solo quando ocorre esse murchamento irreversível é chamada de **ponto de murcha permanente** do solo.

A Fig. 27.7 mostra a relação entre o conteúdo de água no solo e o potencial no qual a água é retida pela areia, solo de textura média e solos argilosos. As forças que retêm a água no solo podem ser expressas nos mesmos termos (nesse caso, potencial de água) que as forças de absorção de água nas células e nos tecidos (ver Cap. 4). O potencial de água nos solos decresce gradualmente com o decréscimo na umidade do solo abaixo da capacidade de campo. Cientistas de solo consideram que solos com potencial de –1,5 megapascal estão em ponto de murcha permanente.



27.7
Relação entre o conteúdo de água do solo e o potencial de água do solo em solos arenosos, de textura média e argilosos (as curvas são traçadas em uma escala linear). Note que, enquanto a água disponível para as plantas num solo arenoso é de apenas cerca de 9,5% do peso seco da areia, aquela disponível para as plantas num solo argiloso é consideravelmente maior, por volta de 20,5% do peso seco da argila. Solo com o potencial de água de − 1,5 megapascal é considerado como estando em ponto de murcha permanente.

TROCA DE CÁTIONS

Os nutrientes inorgânicos adquiridos através das raízes das plantas estão presentes na solução de solo como íons. A maior parte dos metais forma íons carregados positivamente, isto é, cátions como Ca^{2+}, K^+ e Na^+. Partículas de argila fornecem um reservatório desses cátions para as plantas — em vários pontos do reticulado cristalino da argila há um excesso de cargas negativas, onde os cátions podem ligar-se e assim serem retidos contra a ação de lavagem da água que percola no solo.

Os cátions ligados desse modo às partículas de argila podem ser trocados por outros cátions (num processo chamado **troca catiônica**) e depois liberados na solução de solo, onde eles tornam-se disponíveis para o crescimento vegetal. Essa é uma das razões pelas quais partículas de argila são um componente essencial dos solos produtivos.

Os principais íons carregados negativamente, ou ânions, encontrados nos solos são NO_3^-, SO_4^{2-}, HCO_3^- e OH^-. Os ânions são lixiviados nos solos mais rapidamente que os cátions porque eles não se ligam às partículas de argila. Uma exceção é o fosfato, o qual é retido porque forma precipitados insolúveis. O fosfato é especificamente adsorvido, ou seguro, na superfície de compostos contendo ferro, alumínio e cálcio.

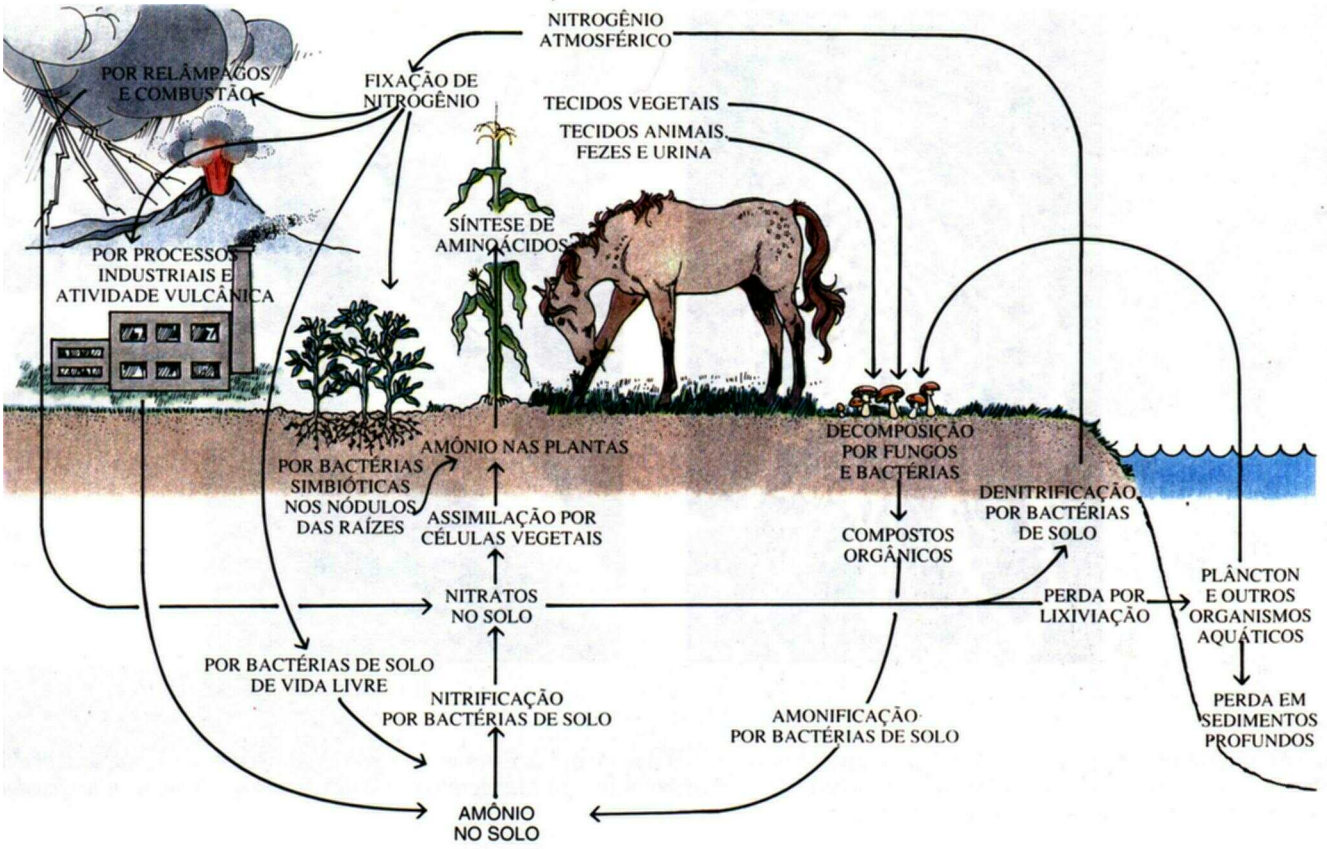
A acidez ou alcalinidade dos solos é correlacionada com a disponibilidade de nutrientes inorgânicos para o crescimento vegetal. Solos variam amplamente no pH, e muitas plantas têm uma faixa estreita de tolerância nessa escala. Nos solos alcalinos, alguns cátions são precipitados, e elementos como ferro, manganês, cobre e zinco podem, com isso, tornar-se indisponíveis para as plantas. As micorrizas (ver Cap. 12) são especialmente importantes na absorção e transferência de fósforo em muitas plantas e, além disso, essa simbiose também tem sido implicada na absorção aumentada de manganês, cobre e zinco nas plantas.

Ciclos de Nutrientes

A maior parte da matéria orgânica do solo é derivada de folhas mortas e outros materiais vegetais, juntamente com os corpos de animais em decomposição. Esses resíduos orgânicos são misturados com as partículas inorgânicas do solo, e nessa mistura vive um incrível número de pequenos organismos que passam toda, ou parte de suas vidas sob a superfície do solo. Uma única colher de chá de solo pode conter 5 bilhões de bactérias, 20 milhões de pequenos fungos filamentosos e 1 milhão de protistas. Os animais e os microrganismos do solo (Fig. 27.6) degradam a matéria orgânica e liberam seus nutrientes inorgânicos, os quais podem ser reutilizados pelas plantas. Assim, exceto para aqueles nutrientes que são lixiviados do solo, carregados por córregos e rios e eventualmente precipitados no oceano, as substâncias que são retiradas do solo estão sendo constantemente devolvidas a ele. Tanto macronutrientes como micronutrientes estão constantemente sendo reciclados através dos corpos de plantas e animais, retornando ao solo, sendo quebrados e absorvidos pelas plantas novamente. Cada elemento tem um ciclo diferente envolvendo muitos organismos e sistemas enzimáticos. Contudo, os resultados finais são os mesmos: uma quantidade significante de elementos é constantemente retornada ao solo e fica disponível para o uso das plantas.

Nitrogênio e o Ciclo do Nitrogênio

O nitrogênio do solo é oriundo da atmosfera terrestre. Embora a atmosfera seja composta de 78% de nitrogênio, a maioria dos



27.8
O ciclo do nitrogênio num ecossistema terrestre. O reservatório primário de nitrogênio é a atmosfera, onde ele constitui 78% do ar seco. Somente uns poucos microrganismos, alguns simbiontes e outros de vida livre, são capazes de fixar o gás nitrogênio em compostos inorgânicos, os quais podem ser usados por plantas na síntese de aminoácidos e outros compostos nitrogenados.

O ciclo do nitrogênio em ecossistemas aquáticos é similar ao terrestre. Embora os organismos específicos sejam diferentes, o processo é essencialmente o mesmo, com grupos específicos de bactérias, as quais realizam as várias reações químicas inerentes ao ciclo.

seres vivos não tem a capacidade de usar diretamente o nitrogênio atmosférico para fazer proteínas e outras substâncias orgânicas. Ao contrário do carbono e do oxigênio, o nitrogênio é quimicamente não-reativo. A capacidade altamente especializada de converter nitrogênio atmosférico em uma forma que pode ser usada pelas células, um processo conhecido como fixação do nitrogênio, é limitada a umas poucas espécies de bactérias.

Numa escala mundial, o nitrogênio utilizável é o principal nutriente limitante para o crescimento das plantas cultivadas. Os processos pelos quais esse nutriente circula da atmosfera para as plantas e o solo através da ação dos organismos vivos estão ilustrados na Fig. 27.8.

FIXAÇÃO DO NITROGÊNIO

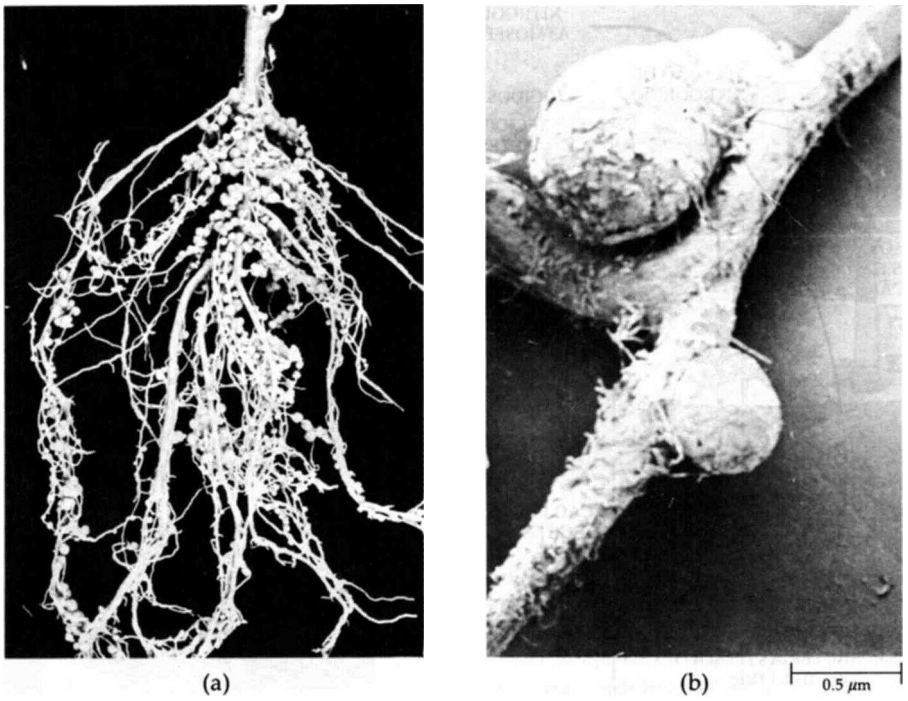
Se o nitrogênio que é removido do solo não fosse constantemente reposto, virtualmente toda a vida neste planeta desapareceria aos poucos. O nitrogênio é reposto no solo primariamente pelo processo de fixação. Uma quantidade muito menor é adicionada via precipitação atmosférica.

A **fixação do nitrogênio** é o processo pelo qual o dinitrogênio (N_2) é reduzido a amônia (NH_4^+) e assim fica disponível para as reações de aminação (processo pelo qual íons amônio são transferidos para compostos contendo carbono a fim de produzir aminoácidos e outras substâncias orgânicas contendo nitrogênio). A fixação de nitrogênio, a qual pode ser executada somente por certas bactérias, é um processo do qual todos os organismos vivos são dependentes, da mesma forma como a maioria dos organismos são dependentes da fotossíntese como fonte de sua energia.

A enzima que catalisa a fixação do nitrogênio é chamada *nitrogenase*. A nitrogenase contém grupos prostéticos de molibdênio, ferro e sulfato, e por isso esses elementos são essenciais para a fixação de nitrogênio. A nitrogenase também utiliza grandes quantidades de ATP como fonte de energia, tornando a fixação de nitrogênio um processo metabólico caro.

Das várias classes de organismos fixadores de nitrogênio, as bactérias simbióticas são, de longe, os mais importantes em termos da quantidade total de nitrogênio fixado. As bactérias fixadoras de nitrogênio mais comum são *Rhizobium* e *Bradyrhizobium*, ambas as quais invadem raízes de leguminosas como a alfafa (*Medicago sativa*), trevos (*Trifolium*), ervilha (*Pisum sativum*), soja (*Glycine max*) e feijões (*Phaseolus*) (Fig. 27.9).

Os efeitos benéficos no solo promovidos pelo crescimento de plantas leguminosas têm sido observados por séculos. Teofrasto, que viveu no terceiro século a.C., escreveu que os gregos usavam a fava (*Vicia faba*) para enriquecer os solos. Onde



27.9
(a) *Nódulos fixadores de nitrogênio nas raízes de uma planta de soja* (Glycine max). *Esses nódulos são o resultado de uma relação simbiótica entre as células da raiz dessa planta leguminosa e a bactéria* Bradyrhizobium. (b) *Micrografia eletrônica de varredura dos nódulos fixadores de nitrogênio no trevo branco* (Trifolium repens).

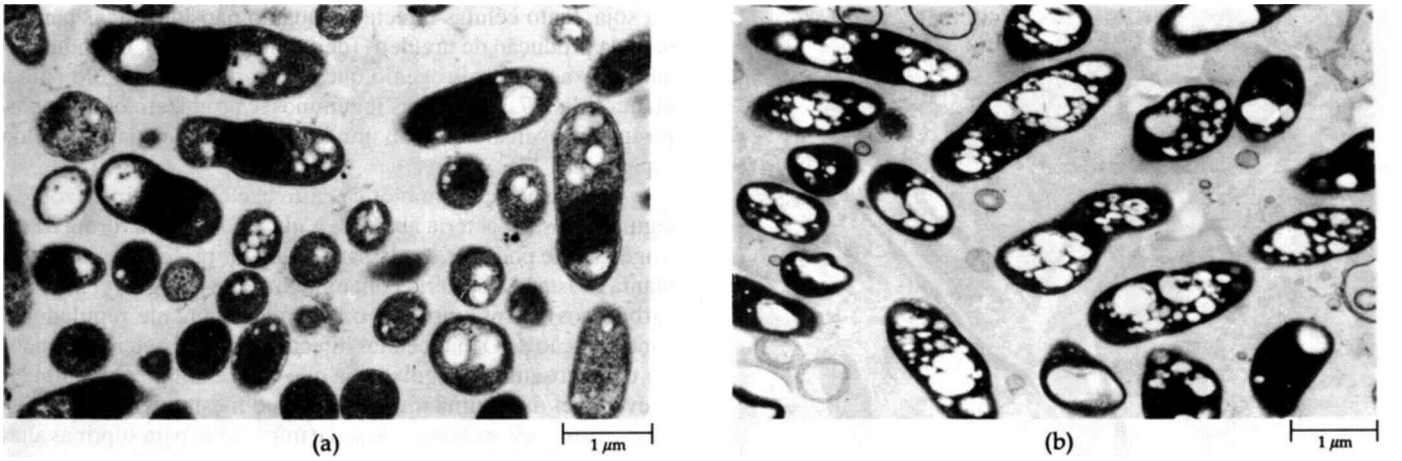
plantas leguminosas crescem, algum nitrogênio extra pode ser liberado no solo, tornando-se disponível para outras plantas. Na agricultura moderna, é prática comum fazer rotação de uma planta cultivada não leguminosa, como o milho (*Zea mays*), com uma leguminosa, como a alfafa; ou milho com soja e então trigo. As plantas leguminosas são então colhidas para feno, deixando para trás as raízes ricas em nitrogênio, ou, ainda melhor, as plantas inteiras são simplesmente incorporadas ao solo. Uma plantação de alfafa que é incorporada de volta ao solo pode adicionar em torno de 300 a 350 quilogramas de nitrogênio por hectare de solo. Em uma estimativa modesta, 150 a 200 milhões de toneladas métricas de nitrogênio fixado são adicionadas à superfície da Terra a cada ano por esses sistemas biológicos.

Um processo industrial para a fixação química do nitrogênio atmosférico foi desenvolvido em 1914. A partir dessa data, a produção comercial de nitrogênio fixado cresceu constantemente para os níveis atuais de aproximadamente 50 milhões de toneladas métricas por ano. A maior parte desse nitrogênio é usada como fertilizante agrícola. A fixação industrial, infelizmente, é realizada com um alto custo energético, dependendo da queima de combustíveis fósseis.

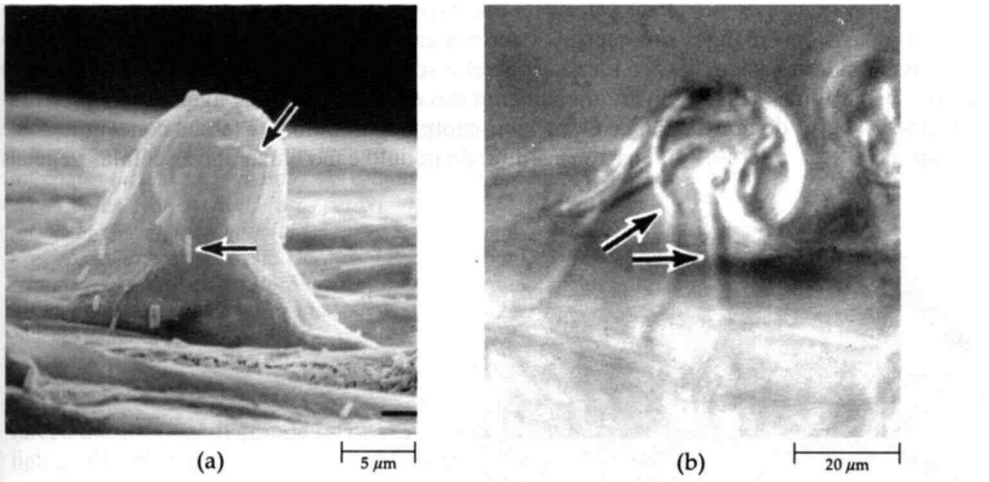
Pequenas quantidades de nitrogênio podem, também, ser fixadas por relâmpagos ou por máquinas de combustão interna (como o que ocorre no interior de automóveis), mas, ao invés de formar amônia, vários óxidos de nitrogênio são produzidos por essas reações. Esses óxidos dissolvem-se na água de chuva formando ácido nítrico (um dos principais constituintes da chuva ácida) e outros óxidos de nitrogênio (ver Cap. 23). Medições feitas em uma estação experimental na Inglaterra num período de cinco anos mostraram que a água de chuva provoca a queda de 7,1 quilogramas de nitrogênio por hectare a cada ano.

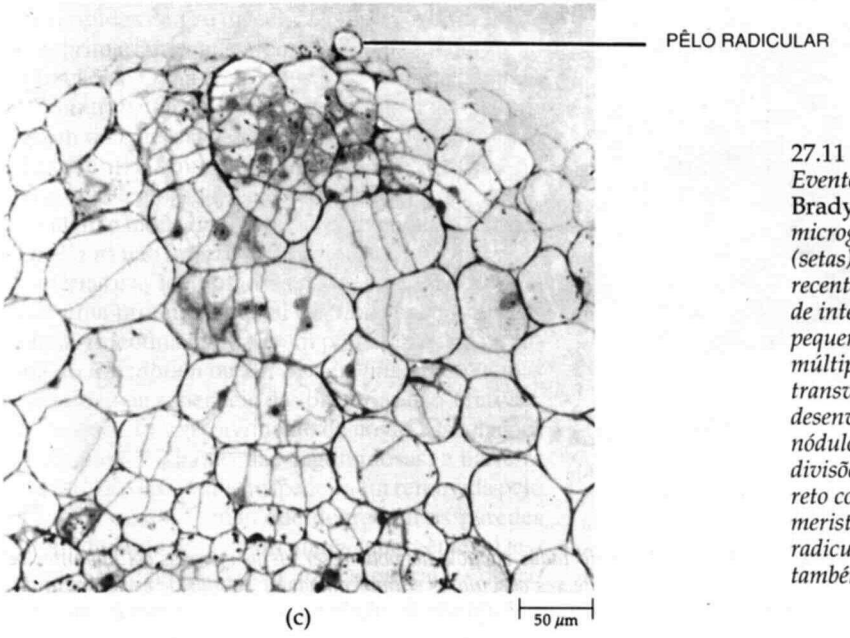
Simbioses Fixadoras de Nitrogênio

As bactérias *Rhizobium* e *Bradyrhizobium*, comumente chamadas de rizóbio (Fig. 27.10), entram nos pêlos radiculares de plantas leguminosas quando estão ainda no estágio de plântulas. O estabelecimento de simbiose fixadora de nitrogênio entre *Bradyrhizobium japonicum* e soja (*Glycine max*) começa com a ligação do rizóbio aos pêlos radiculares emergentes (Fig. 27.11a), os quais tipicamente transformam-se em estruturas curvadas que aprisionam os rizóbios apertadamente (Fig. 27.11b). A invasão dos pêlos radiculares e células corticais subjacentes pelos rizóbios ocorre através da formação de **cordões de infecção**, que são estruturas tubulares formadas pelo crescimento interno progressivo das paredes celulares pertencentes aos pêlos radiculares a partir do sítio de penetração. Um único pêlo radicular pode ser invadido por muitos rizóbios e, assim, pode conter vários cordões de infecção (Fig. 27.11b). O simbionte bacteriano também induz divisão celular em determinadas regiões do córtex, entrando nessas regiões através do crescimento e ramificação do cordão de infecção (Figs. 27.11c e 27.12). Os rizóbios fixadores de nitrogênio quando aumentam de tamanho são chamados de **bacterióides** (Figs. 27.10b e 27.14). A liberação dos rizóbios a partir do cordão de infecção para os envelopes derivados da membrana plasmática dos pêlos radiculares e a proliferação contínua tanto dos bacterióides como das células corticais da raiz resultam na formação de crescimentos tumorais conhecidos como **nódulos** (Fig. 27.9). Os processos de infecção e formação do nódulo nas raízes de outras leguminosas são aparentemente similares ao da soja.

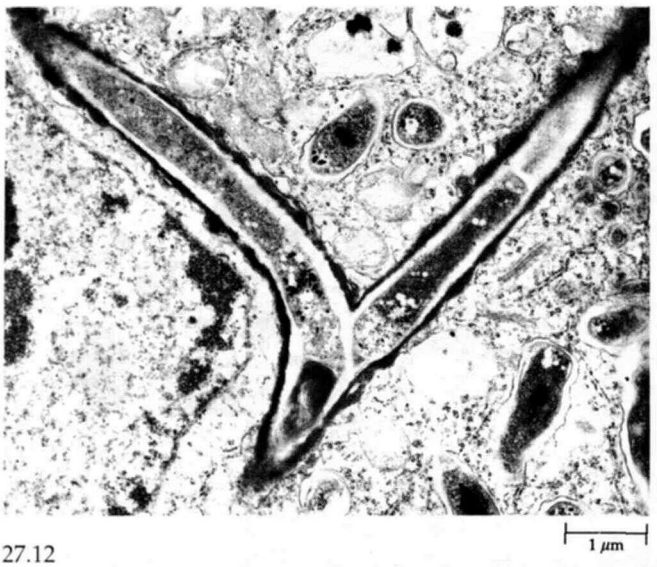


27.10
Rhizobium. (a) *Bactérias na sua forma de vida livre.* (b) *A forma bacterióide que os rizóbios assumem quando entram nas células da raiz.*





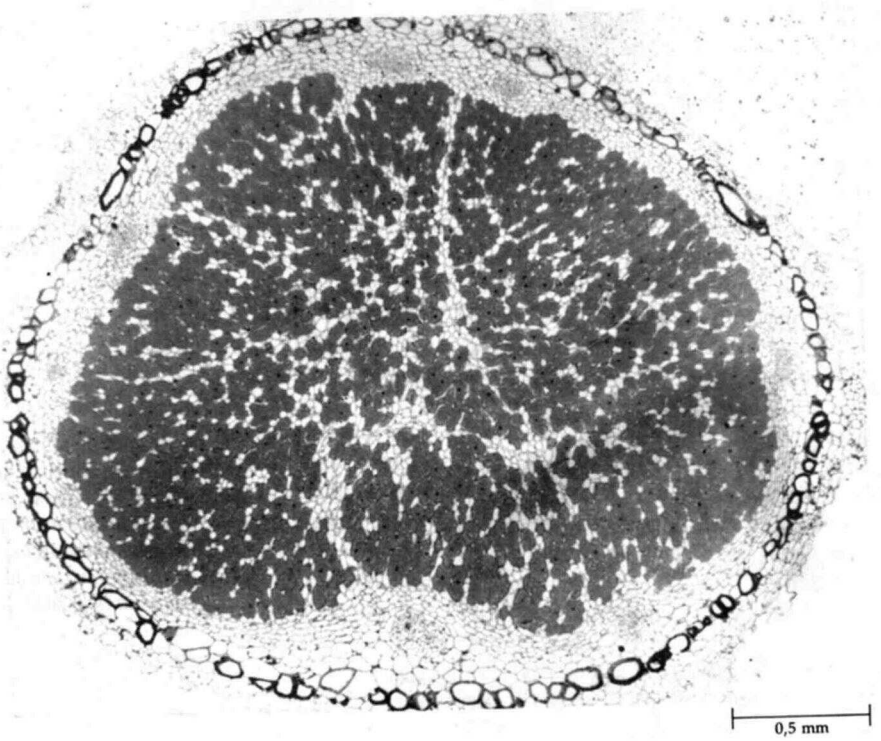
27.11
Eventos iniciais na infecção da soja por Bradyrhizobium japonicum. (a) *Elétron-micrografia de varredura mostrando rizóbios (setas) presos a um pêlo radicular que emergiu recentemente.* (b) *Fotomicrografia de contraste de interferência diferencial mostrando um pequeno pêlo radicular curvado contendo múltipos cordões de infecção (setas).* (c) *Seção transversal de uma raiz infectada mostrando o desenvolvimento inicial de um meristema de nódulo. Nesse estágio, a maior parte das divisões celulares são anticlinais (em ângulo reto com a superfície) através do córtex. No meristema do nódulo adjacente ao pêlo radicular infectado, as células dividiram-se também em outros planos.*



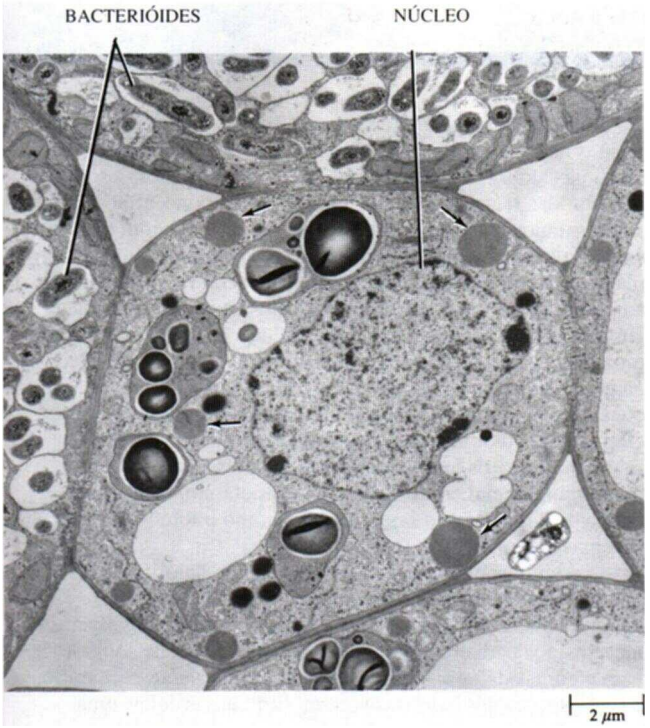
27.12
Elétron-micrografia de um cordão de infecção ramificado contendo bacterióides em uma célula de nódulo infectada da soja.

Os nódulos radiculares das leguminosas consistem em um córtex relativamente fino, o qual margeia uma grande zona central contendo células infectadas ou não por bacterióides (Fig. 27.13). Feixes vasculares, os quais espalham-se a partir do ponto de junção do nódulo com a raiz, ocorrem no córtex interno. Na soja, tanto células infectadas quanto não-infectadas participam da produção de ureídeos (derivados de uréia), o produto final da fixação de nitrogênio que é exportado do nódulo para a planta (Fig. 27.14). Outras leguminosas produzem outros compostos nitrogenados, sendo um dos mais comuns o aminoácido asparagina.

Na associação simbiótica entre bactérias do tipo rizóbio e leguminosas, a bactéria abastece a planta com uma forma de nitrogênio que pode ser usada para sintetizar proteína, enquanto a planta abastece a bactéria com uma fonte de energia (compostos carbônicos) e um ambiente oxigenado altamente regulado. A concentração de O_2 nas células infectadas pelos bacterióides deve ser cuidadosamente regulada, já que o O_2 é um potente inibidor irreversível da enzima nitrogenase e ao mesmo tempo é necessário à respiração aeróbica, a qual é importante para suprir as altas demandas de ATP da nitrogenase e de outras atividades metabólicas tanto na bactéria quanto nas células vegetais. Estudos têm demonstrado que a concentração de O_2 nas células infectadas é mantida em um nível extremamente baixo, aproximadamente 10^{-4} vezes a concentração do O_2 no ambiente radicular. Isso é realizado por uma barreira variável à difusão do oxigênio, a qual se acredita estar localizada no córtex interno do nódulo (Fig. 27.13). Este parece ter a habilidade de regular a proporção de ar/água dos espaços intercelulares no seu córtex interno, e desde que o O_2 é menos solúvel e se difunde mais lentamente em água que no ar, um aumento dos espaços cheios de água restringe a difusão de O_2 na zona central do nódulo. De fato, a concentração de O_2 na zona central do nódulo é tão baixa que as células vegetais



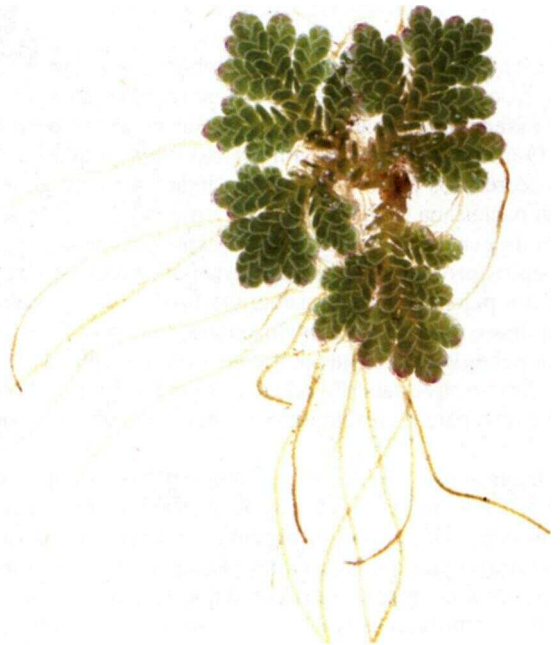
27.13
Seção através de um nódulo de raiz de soja maduro. Células não-infectadas vacuoladas podem ser vistas entre as células infectadas contrastadas em escuro na zona central do nódulo. O córtex do nódulo contendo feixes vasculares e uma camada de células de esclerênquima contrastadas em escuro circunda a zona central. Acredita-se que haja uma barreira variável à difusão do oxigênio presente nas camadas mais profundas do córtex.



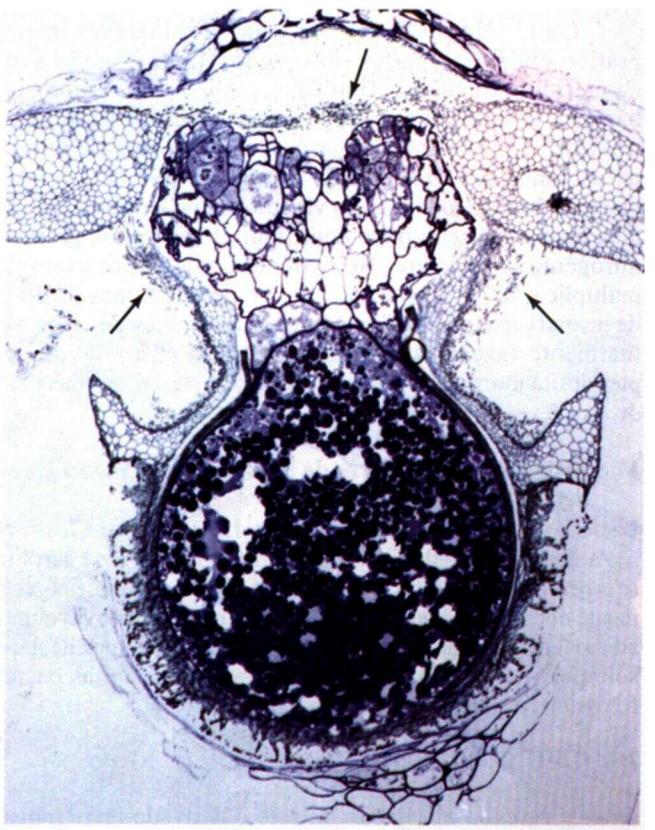
27.14
Elétron-micrografia eletrônica de uma porção do nódulo da soja mostrando uma célula não-infectada (centro) adjacente a células infectadas (acima e à esquerda). As células infectadas contêm muitos bacterióides. Note os numerosos peroxissomos (setas) na célula não-infectada. As enzimas envolvidas nos passos finais da formação de ureídeos aparentemente estão localizadas nesses componentes celulares. O volume de mitocôndrias é quatro vezes maior nas células infectadas do que nas não-infectadas — aparentemente um reflexo da enorme demanda dos bacterióides por ATP.

infectadas produzem grande quantidade de uma proteína que se liga ao O_2, chamada *leghemoglobina*. Essa proteína liga-se ao oxigênio na superfície de cada célula infectada, facilitando a difusão para os bacterióides dentro da célula. Assim, a barreira de difusão cortical é, primariamente, responsável pela manutenção de baixa concentração de O_2 na zona central do nódulo, enquanto a *leghemoglobina* trabalha na baixa concentração para suprir os bacterióides com o O_2 necessário para a respiração.

A simbiose entre uma espécie de *Rhizobium* ou *Bradyrhizobium* e uma leguminosa é bastante específica, isto é, bactérias que invadem e induzem a formação de nódulos nas raízes de trevo (*Trifolium*) não induzirão nódulos nas raízes de soja (*Glycine*). As bactérias e as leguminosas podem reconhecer uma a outra através de uma proteína vegetal (*lectina*) encontrada na superfície radicular. A lectina liga-se a um polissacarídeo na superfície da célula do *Rhizobium* ou *Bradyrhizobium* efetiva mas não a um polissacarídeo na superfície das bactérias não-efetivas. Em estudos que visam ao desenvolvimento de novas associações efetivas entre *Rhizobium* e plantas não-leguminosas, a barreira de especificidade *Rhizobium*-planta hospedeira foi removida pelo tratamento das raízes com enzimas que degradam as paredes celulares na extremidade de pêlos radiculares emergentes. Dessa forma, estruturas nodulares foram induzidas em raízes de trigo (*Triticum aestivum*) e arroz (*Oryza sativa*) e na dicotiledônea não-leguminosa canola (*Brassica napus*). Resta determinar se



(a)



(b)

27.15
(a) Azolla filiculonides, *uma pteridófita aquática que cresce em associação simbiótica com a cianobactéria* Anabaena. *(b) Filamentos da* Anabaena *podem ser vistos (setas) associados com o gametófito feminino (megagametófito) que se desenvolveu a partir de um megásporo germinado de* Azolla.

estruturas nodulares efetivas na fixação de nitrogênio podem ser induzidas nessas plantas não-leguminosas.

A interação entre os parceiros simbióticos envolve uma intrincada troca de sinais moleculares que regulam a expressão de genes essenciais para a infecção e o desenvolvimento dos nódulos. O início das relações simbióticas começa quando flavonóides secretados pelas leguminosas ligam-se a um gene de nodulação bacteriana (*nod*) conhecido como *nodD*, ativando-o. O produto do gene *nodD* induz então a expressão de outros genes *nod*, cujos produtos são necessários para processos como curvatura dos pêlos radiculares e degradação das paredes celulares. Além disso, outros produtos dos genes *nod* bacterianos ativam certos genes vegetais que codificam proteínas celulares chamadas *nodulinas*, as quais são essenciais para a divisão das células corticais e para o crescimento e funcionamento dos nódulos.

As leguminosas são de longe o maior grupo de plantas que entram em associação de fixação de nitrogênio com bactérias simbióticas. Há, contudo, algumas poucas simbioses de fixação de nitrogênio que envolvem plantas não-leguminosas. O amieiro (*Alnus*), por exemplo, forma nódulos que são induzidos por um actinomiceto fixador de nitrogênio, ao invés de *Rhizobium* e *Bradyrhizobim*. *Myrica gale*, *Comptonia* e *Ceanothus* também formam associações simbióticas com actinomicetos (ver Cap. 11).

Outra relação simbiótica é de considerável interesse prático em certas partes do mundo. *Azolla* é uma pequena pteridófita aquática flutuante, e *Anabaena* é uma cianobactéria fixadora de nitrogênio que vive nas cavidades da *Azolla* (Fig. 27.15). A simbiose *Azolla-Anabaena* é única entre as simbioses fixadoras de nitrogênio porque a relação é mantida durante todo o ciclo vital do hospedeiro. *Azolla* infectada com *Anabaena* pode contribuir com 50 quilogramas de nitrogênio por hectare. No extremo Oriente, por exemplo, a multiplicação de *Azolla-Anabaena* é permitida nas plantações de arroz (ver também Fig. 11.16b). As plantas de arroz eventualmente fazem sombra para a *Azolla* e, à medida que a pteridófita morre, o nitrogênio é liberado para o uso das plantas de arroz.

Microrganismos Fixadores de Nitrogênio de Vida Livre

Bactérias não-simbióticas do gênero *Azotobacter* e *Clostridium* são ambas capazes de fixar nitrogênio. *Azotobacter* é aeróbica e *Clostridium* é anaeróbica. Ambas são bactérias saprófitas comumente encontradas no solo. Estima-se que elas, provavelmente, adicionam cerca de 7 quilogramas de nitrogênio por hectare de solo por ano. Outro importante grupo inclui muitas bactérias fotossintetizantes como as cianobactérias.

AMONIFICAÇÃO

Grande parte do nitrogênio do solo é derivado de organismos mortos e estão sob a forma de materiais orgânicos complexos como proteínas, aminoácidos, ácidos nucléicos e nucleotídeos. Essas substâncias nitrogenadas são normalmente quebradas rapidamente em compostos simples por bactérias saprófitas do solo e vários fungos. O nitrogênio resultante é então incorporado em aminoácidos e proteínas por esses microrganismos e o excesso liberado em forma de íons amônio (NH_4^+). Esse processo é denominado **amonificação.** Em meio alcalino, o nitrogênio pode ser convertido no gás amônia (NH_3), mas essa conversão ocorre

Halófitas: Um Recurso Futuro?

De modo diferente da maioria dos animais, a maior parte das plantas não precisa de sódio e, além disso, não pode sobreviver em água salobra ou solos salinos. Em tais ambientes, a solução ao redor das raízes freqüentemente tem uma concentração de solutos maior que o das células vegetais, fazendo com que a água mova-se para fora das raízes por osmose. Mesmo se a planta está apta para absorver água, ela encontra problemas adicionais pela alta concentração de íons de sódio. Se a planta absorve água e exclui íons sódio, a solução ao redor das raízes torna-se ainda mais concentrada, aumentando a probabilidade da perda de água através das raízes. O sal pode tornar-se tão concentrado a ponto de formar uma crosta ao longo das raízes, efetivamente bloqueando o seu suprimento de água. Outro problema é que os íons de sódio podem entrar na planta de modo preferencial em relação aos íons potássio, privando a planta de um elemento essencial bem como inibindo alguns sistemas enzimáticos.

Algumas plantas — conhecidas como halófitas — podem crescer em ambientes salinos como os desertos, mangues e áreas costeiras. Todas essas plantas desenvolveram mecanismos para crescer em altas concentrações de sódio, e para algumas delas o sódio parece ser um nutriente necessário. As adaptações das halófitas variam. Em muitas delas, uma bomba de sódio e potássio parece ter o papel principal na manutenção da baixa concentração de sódio dentro das células, enquanto, simultaneamente, assegura que um suprimento suficiente de íons potássio entre na planta. Em algumas espécies, a bomba opera principalmente nas células da raiz, bombeando sódio de volta para o ambiente e potássio para o interior da raiz. Acredita-se que a presença de íons cálcio

(a) Atriplex *é uma das várias halófitas, sendo considerada como uma planta cultivada em potencial.* (b) *A superfície da folha de* Atriplex. *O sal é bombeado do tecido foliar através de pequenas células em haste para grandes células vesiculares com capacidade de expansão.*

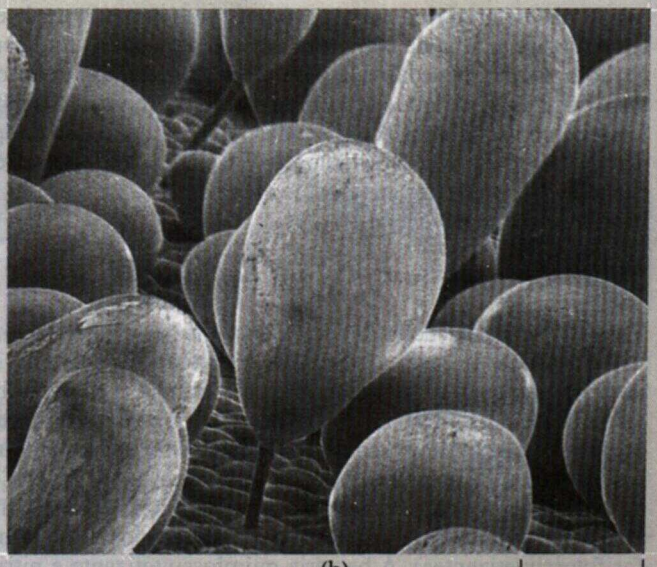
(Ca^{2+}) na solução de solo seja essencial para o funcionamento efetivo desse mecanismo.

Outras halófitas absorvem o sódio através das raízes mas depois podem secretá-lo ou isolá-lo do citoplasma vivo do corpo vegetal. Em *Salicornia*, uma bomba de sódio e potássio (ou uma variante disso) opera na membrana vacuolar (tonoplasto) das células da folha. Íons de sódio entram na célula mas são imediatamente bombeados para os vacúolos e isolados do citoplasma. Nessas plantas, a concentração de solutos dos vacúolos é maior que a do ambiente, estabelecendo o potencial osmótico necessário para o movimento de água para dentro das raízes. Em outros gêneros, o sal é bombeado para dentro dos espaços intercelulares das folhas e depois secretado da planta. Em *Distichlis palmeri*, o sal é exsudado por células especializadas (não os estômatos) na superfície da folha. Em *Atriplex*, o sal é concentrado por glândulas especiais de sal e bombeado para dentro de vesículas. Estas se expandem com a acumulação de sal até estourarem. A chuva ou a passagem da maré levam o sal para fora.

As halófitas são de interesse atual não apenas devido ao conhecimento que elas podem fornecer acerca dos mecanismos osmorregulatórios de plantas, mas também devido ao seu potencial como plantas cultivadas. Em um mundo com uma necessidade sempre crescente de alimentos, vastas áreas são inadequadas para a agricultura por causa da salinidade do solo. Por exemplo, há por volta de 30.000 quilômetros de deserto litorâneo e cerca de 400 bilhões de hectares de desertos com suprimentos de água potencial que são salinos demais para as plantas cultivadas. Além disso, a cada ano, cerca de 200.000 hectares de terras irrigadas tornam-se tão salinas que posteriores cultivos são impossíveis. Quando uma terra árida é irrigada pesadamente, como em grandes áreas do oeste dos Estados Unidos, o sal da água de irrigação acumula-se no solo. Essa acumulação ocorre porque, tanto na evaporação do solo quanto na transpiração das plantas, essencialmente água pura é perdida, deixando todos os solutos para atrás. Com o decorrer dos anos, a concentração de sal nos solos cresce e pode alcançar, eventualmente, níveis que não podem ser tolerados pela maioria das plantas. Foi sugerido que as antigas civilizações do Oriente Próximo finalmente caíram devido ao fato de sua terra, pesadamente irrigada, ter se tornado tão salina que os alimentos não puderam mais ser cultivados nela.

Uma maneira de aproveitar por mais tempo as terras irrigadas e tornar áreas estéreis em áreas de uso agrícola poderia ser incorporar a tolerância a sal nas plantas cultivadas tradicionais. Até agora, porém, estes esforços não tiveram muito êxito. Cientistas do Laboratório de Pesquisas Ambientais da Universidade do Arizona propuseram o que parece ser uma abordagem mais promissora. Eles têm coletado halófitas de todo o mundo e estão engajados num grande programa de pesquisa para determinar as condições ótimas de crescimento, rendimento potencial, valor nutricional e palatabilidade das sementes e partes vegetativas de várias espécies. Seus resultados sugerem que muitas espécies halófitas têm grande potencial para o uso em alimentação do gado e, muito possivelmente, para o consumo humano também.

(a)



(b)

100 μm

(a)

(b)

27.16
As plantas carnívoras aprisionam suas presas de vários modos. (a) Utricularia vulgaris *é uma planta aquática livre-flutuante. As armadilhas são lâminas em forma de pêra, pequenas e achatadas. Cada lâmina tem uma armadilha fechada por uma "porta suspensa". O mecanismo de captura consiste em quatro cerdas duras próximo à borda livre inferior da "porta". Quando um pequeno animal entra em contato com essas cerdas, os pêlos destorcem a borda inferior da porta, fazendo-a abrir rapidamente. A água então entra rapidamente na lâmina, carregando o animal para dentro, e a "porta" é fechada atrás dele. Uma série de enzimas secretadas pela parede interna das lâminas vegetais e por uma população de bactérias nelas residentes digerem o animal. Os minerais e compostos orgânicos produzidos são absorvidos através das paredes celulares da armadilha. Os exoesqueletos não digeridos permanecem dentro das lâminas.* (b) Drosera rotundifolia *é uma planta muito pequena, freqüentemente com apenas poucos centímetros de secção transversal, com tricomas em forma de clava na superfície superior das folhas. As pontas desses tricomas glandulares secretam um líquido claro e pegajoso, ou mucilagem, que atrai insetos, como a libélula mostrada aqui. Quando um inseto é capturado na mucilagem, os tricomas dobram-se para dentro até que a folha finalmente se curva ao redor do inseto. Os tricomas secretam pelo menos seis enzimas, as quais, junto com as enzimas produzidas pelas bactérias, especialmente quitinase, digerem o inseto. Nutrientes liberados pela presa na mucilagem são reabsorvidos pelas mesmas glândulas que secretam as enzimas digestivas.*

naturalmente apenas durante a decomposição de grandes quantidades de material rico em nitrogênio, como num monte de esterco ou numa pilha de composto em contato com a atmosfera. No solo, a amônia produzida pelo processo de amonificação é dissolvida na água, onde se combina com prótons para formar íon amônio. Em alguns ecossistemas, o íon amônio não é rapidamente oxidado (ver Nitrificação, no Cap. 23), e plantas crescendo nesses solos são capazes de absorver o NH_4^+ e usá-lo na síntese de proteína vegetal.

NITRIFICAÇÃO

Várias espécies de bactérias comuns no solo são capazes de oxidar a amônia ou íons amônio. A oxidação da amônia, ou **nitrificação**, é um processo que libera energia, e a energia liberada é usada por essas bactérias para reduzir o dióxido de carbono de um modo muito parecido com aquele pelo qual os autótrofos fotossintetizantes usam a energia luminosa na redução do dióxido de carbono. Esses organismos são conhecidos como autótrofos quimiossintetizantes (para distingui-los dos autótrofos fotossintetizantes). A bactéria quimiossintetizante e nitrificante *Nitrosomonas* é responsável pela oxidação da amônia a íons nitrito (NO_2^-):

$$2NH_3 + 3O_2 \longrightarrow 2NO_2^- + 2H^+ + 2H_2O$$

O nitrito é tóxico para as plantas, mas ele raramente se acumula no solo. *Nitrobacter*, outro gênero de bactérias, oxida o nitrito para formar íons nitrato (NO_3^-) novamente com liberação de energia:

$$2NO_2^- + O_2 \longrightarrow 2NO_3^-$$

Devido à nitrificação, o nitrito é a forma na qual quase todo nitrogênio é absorvido pelas plantas. A maioria dos fertilizantes nitrogenados usados comercialmente contém tanto íons amônio (NH_4^+) como uréia, e esta última forma de nitrogênio libera NH_4^+ nos solos. O NH_4^+ é convertido para NO_3^- pela nitrificação.

Algumas poucas espécies de plantas são capazes de usar proteína animal diretamente como fonte de nitrogênio. As plantas carnívoras (Fig. 27.16) têm adaptações especiais que são usadas para atrair e capturar insetos e outros animais diminutos. Essas plantas digerem os organismos capturados, absorvendo os compostos nitrogenados que eles contêm, assim como outros compostos orgânicos e minerais, tais como potássio e fosfato. Muitas plantas carnívoras são encontradas em pântanos, um habitat que é geralmente muito ácido e assim não favorável ao crescimento de bactérias nitrificantes.

ASSIMILAÇÃO DE NITROGÊNIO

Uma vez que os íons nitrato entram na célula vegetal, eles são reduzidos a íons amônio. Esse processo de redução requer energia, ao contrário da nitrificação, a qual envolve a oxidação do NH_4^+ e a liberação de energia. Os íons amônio formados por redução são transferidos para compostos que contêm carbono pro-

duzindo aminoácidos e outros compostos orgânicos, os quais contêm nitrogênio. Esse processo é conhecido como **aminação**. A incorporação de nitrogênio em compostos orgânicos acontece de modo intenso em células de raízes jovens em crescimento. Os estágios iniciais no metabolismo do nitrogênio também parecem ocorrer na raiz; quase todo o nitrogênio ascendendo no caule dentro do xilema já está na forma de substâncias orgânicas, em grande parte moléculas de vários aminoácidos.

PERDA DE NITROGÊNIO

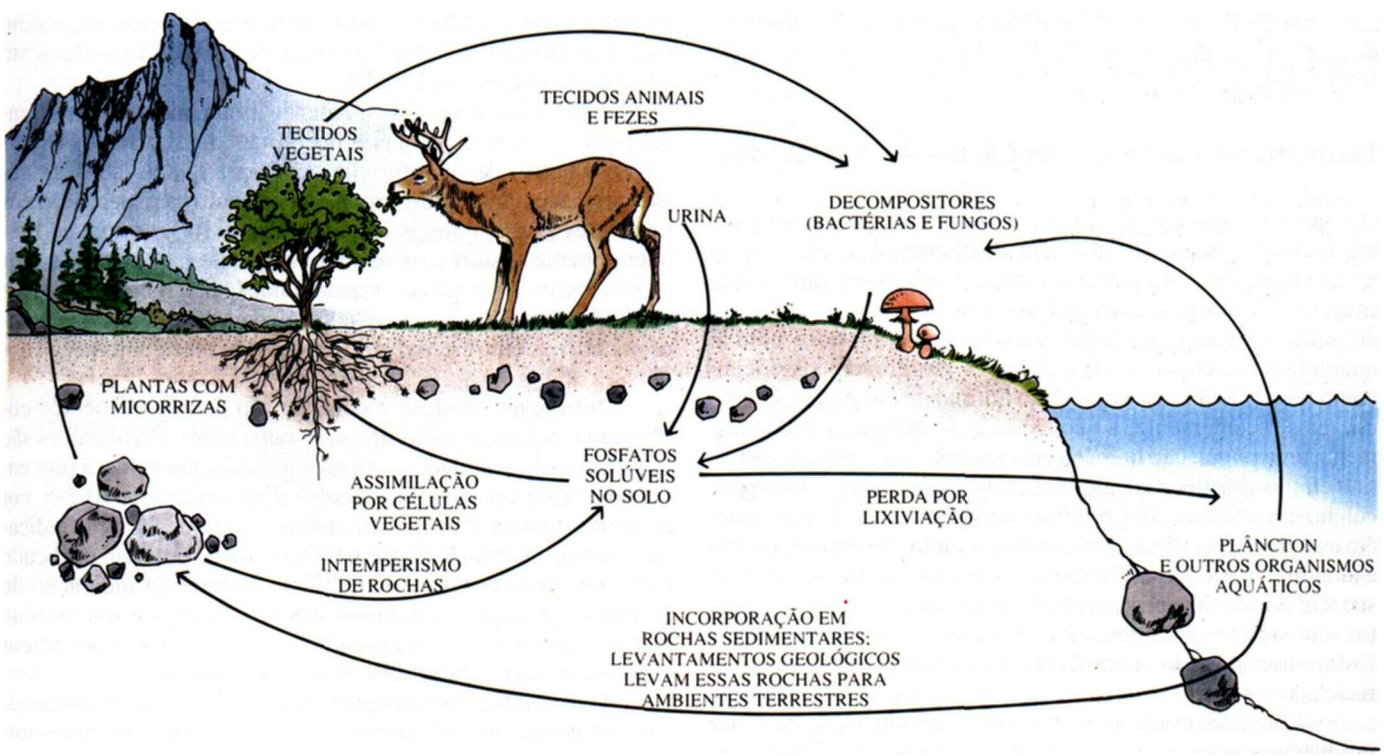
Os compostos nitrogenados das plantas verdes voltam ao solo com a morte das plantas (ou dos animais que se alimentam das plantas) e são reprocessados pelos organismos decompositores. O nitrato dissolvido na água do solo é depois absorvido pelas raízes das plantas e reconvertido em compostos orgânicos. Ao longo desse ciclo, uma certa quantidade de nitrogênio sempre é "perdida", já que ela se torna indisponível para as plantas em ecossistemas específicos.

A principal fonte de perda de nitrogênio de um ecossistema é a remoção de plantas. Solos sob cultivo freqüentemente mostram um declínio constante no conteúdo desse nutriente. O nitrogênio pode também ser perdido quando a camada superficial do solo é levada pela erosão ou quando a cobertura vegetal é destruída pelo fogo. Outro modo pelo qual o nitrogênio é removido consiste na lixiviação; nitratos e nitritos são ânions particularmente suscetíveis de serem lavados da zona radicular pela água percolada através do solo.

Sob condições anaeróbicas, o nitrato freqüentemente é reduzido a formas voláteis de nitrogênio, como o nitrogênio gasoso (N_2) e óxidos de nitrogênio (N_2O), os quais retornam à atmosfera. Esse processo de redução, chamado **desnitrificação**, é executado por vários microrganismos. As condições de baixa concentração de oxigênio necessárias para a desnitrificação têm sido por longo tempo reconhecidas como características de solos encharcados e outros habitats como os pântanos. Os cientistas agora reconhecem que essas condições comumente existem dentro dos agregados de solo mesmo na ausência de água excessiva. Conseqüentemente, a desnitrificação é um processo virtualmente universal nos solos. Um suprimento fresco de material orgânico pronto para ser decomposto é a fonte de energia requerida pelas bactérias desnitrificantes, e, se outras condições são apropriadas, há promoção da desnitrificação. A falta de uma fonte de energia permite o aumento da concentração de nitrato na água do solo até níveis excessivos.

O Ciclo do Fósforo

O ciclo do fósforo (Fig. 27.17) parece mais simples que o ciclo do nitrogênio porque há menor número de passagens intermediárias e porque as passagens particulares do ciclo não são depen-



27.17
O ciclo do fósforo num ecossistema terrestre. O fósforo é essencial para todos os organismos vivos como um componente de moléculas transportadoras de energia, como o ATP, e também dos nucleotídeos do DNA e RNA. De modo semelhante aos outros minerais, ele é liberado a partir de tecidos mortos pela atividade de decompositores. Absorvido do solo pelas plantas, o fósforo é circulado através do ecossistema.

O ciclo do fósforo num ecossistema aquático envolve organismos diferentes, mas é na maior parte dos aspectos similar ao ciclo terrestre mostrado aqui. Contudo, em ecossistemas aquáticos, uma considerável quantidade de fósforo é incorporada nas conchas e esqueletos de organismos aquáticos. Esse fósforo, junto com o fosfato que se precipita na água, é subseqüentemente incorporado em rochas sedimentares. Tais rochas, de volta à superfície terrestre como resultado de levantamentos geológicos, são o reservatório terrestre primário de fósforo.

dentes de grupos específicos de microrganismos. O ciclo do fósforo também difere do ciclo do nitrogênio pelo fato de ser a crosta terrestre, ao invés da atmosfera, o reservatório primário de fósforo. Como discutido previamente, o intemperismo das rochas e minerais por longos períodos de tempo é a fonte da maior parte do fósforo presente na solução do solo.

Comparada com a quantidade de nitrogênio, a quantidade de fósforo requerida pelas plantas é relativamente pequena (Quadros 27.1 e 27.2). No entanto, de todos os elementos dos quais a crosta é reservatório primário, o fósforo é o que provavelmente mais limita o crescimento vegetal. Na Autrália, por exemplo, onde os solos são extremamente intemperizados e deficientes em fósforo, a distribuição e os limites das comunidades de plantas nativas são freqüentemente determinados pela disponibilidade do fósforo do solo.

O fósforo circula das plantas para os animais e é devolvido ao solo em formas orgânicas em resíduos e dejetos; as formas orgânicas do fósforo são convertidas a fosfato inorgânico, e assim o fósforo torna-se novamente disponível para as plantas (Fig. 27.17).

Através da erosão, poluição e perda em água de drenagem, grandes quantidades de fósforo são carregadas para os rios e córregos. Esse fósforo eventualmente alcança os oceanos, onde é depositado e precipitado em sedimentos e nos restos de organismos marinhos. No passado, o uso de guano (depósitos de fezes de aves marinhas) como fertilizante agrícola devolvia uma parte do fósforo oceânico para os ecossistemas terrestres. Contudo, a maior parte do fósforo nos sedimentos profundos do mar se tornará disponível somente como resultado de grandes levantamentos geológicos. Para contrabalançar essa perda, depósitos de rocha fosfatada são extraídos em larga escala para uso como fertilizantes agrícolas.

Impacto do Homem nos Ciclos de Nutrientes

O funcionamento normal do ciclo do fósforo, nitrogênio e outros nutrientes requer a transferência ordenada de elementos entre as etapas do ciclo para prevenir o aumento ou diminuição excessiva de nutrientes em qualquer um dos estágios. Ao longo de milhões de anos, os organismos têm sido supridos com as quantidades necessárias de nutrientes inorgânicos essenciais como resultado do funcionamento normal de tais ciclos. Contudo, mais recentemente, a necessidade de alimentar adequadamente uma população humana em crescimento exponencial tem tido efeitos drásticos em alguns ciclos. Com o tempo, isso pode conduzir a acumulações prejudiciais ou escassez de nutrientes em estágios específicos de um ou mais ciclos de nutrientes. Por exemplo, a remoção de cobertura vegetal e o aumento de erosão têm acelerado a perda de fósforo no solo. Além disso, esgotos têm sido freqüentemente lançados nos córregos, sendo o fósforo transportado (e perdido) para os oceanos mais do que é reciclado.

O funcionamento normal do ciclo do nitrogênio envolve um balanço entre os processos de fixação, os quais removem nitrogênio do reservatório atmosférico, e os processos de desnitrificação, os quais devolvem o nitrogênio para a atmosfera. Recentemente tem havido introdução massiva de nitrogênio fixado (nitrato) no ambiente através do uso extensivo de fertilizantes comerciais. Devido ao fato de os nitratos serem facilmente lixiviados do solo, eles incrementam a poluição de nitrogênio na água subterrânea, lagos e córregos. Além disso, brejos e terras úmidas, os sítios primários da desnitrificação, estão sendo destruídos em uma taxa crescente alarmante devido à sua conversão em áreas construídas, terras agricultáveis e depósitos de lixo.

Um método foi desenvolvido para reduzir a perda de nitrato dos solos por lixiviação. Ele envolve a aplicação de produtos químicos orgânicos que inibem seletivamente a bactéria nitrificante *Nitrosomonas* por um período limitado de tempo e depois degradam-se no solo. Essa prática ajuda a reter fertilizantes nitrogenados na forma de amônia até que o nitrogênio possa ser absorvido pelas plantas. Infelizmente, retornos econômicos pouco garantidos com o uso desse produto químico têm prejudicado a difusão de seu uso.

Solos e Agricultura

Em situações naturais, os elementos presentes no solo são reciclados tornando-se disponíveis novamente para o crescimento vegetal. Como discutido anteriormente, as partículas de argila e a matéria orgânica carregadas negativamente são capazes de reter íons de cargas positivas tais como Ca^{2+}, Na^{+} e K^{+}. Esses íons são então deslocados dessas partículas por outros cátions (troca catiônica) e absorvidos da solução de solo pelas raízes. Em geral, os cátions que são necessários às plantas estão presentes em grandes quantidades nos solos férteis, e as quantidades removidas por uma só cultura são pequenas. Contudo, quando uma série de culturas cresce num determinado campo e os nutrientes são continuamente removidos do ciclo quando as culturas são colhidas, alguns desses cátions (mais comumente o potássio) podem tornar-se tão exauridos que fertilizantes contendo o elemento ausente devem ser adicionados.

Programas para suplementar o fornecimento de nutrientes para culturas agrícolas e hortaliças devem ser baseados em abordagem de literatura que compara quantidades de nutrientes necessários para produzir uma cultura específica e os nutrientes já disponíveis às plantas nas diversas fontes. Freqüentemente o solo e os resíduos vegetais não podem suprir os elementos necessários, e quantidades suplementares devem ser fornecidas em aplicações de fertilizantes comerciais, resíduos orgânicos como esterco ou composto, ou uma combinação dos dois.

Nitrogênio, fósforo e potássio são os três elementos comumente incluídos nos fertilizantes comerciais. Fertilizantes são freqüentemente rotulados com uma fórmula que indica a porcentagem de cada um desses elementos. Um fertilizante 10-5-5, por exemplo, contém 10% de nitrogênio (N), 5% de fósforo (indicado como pentóxido de fósforo, P_2O_5) e 5% de potássio (indicado como óxido de potássio, K_2O). Esse método de indicação do conteúdo de fósforo e potássio dos fertilizantes é um artefato histórico que remonta à época em que os químicos analíticos indicavam tudo o que analisavam como óxidos.

Outros nutrientes inorgânicos essenciais, embora necessários em quantidades muito pequenas, podem algumas vezes tornar-se fatores limitantes nos solos onde as culturas estão crescendo. Freqüentemente as deficiências mais comuns são de enxofre, magnésio, zinco e boro.

Pesquisa em Nutrição Vegetal

A pesquisa com nutrientes inorgânicos essenciais para as plantas cultivadas — particularmente quanto à quantidade desses

Compostagem

A compostagem, uma prática tão velha quanto a agricultura, tem atraído interesse crescente como meio de aproveitar resíduos orgânicos por meio de sua conversão em fertilizantes. O produto iniciador é qualquer porção de matéria orgânica — folhas, lixo de cozinha, esterco de animais, palha de grama cortada, lama de esgoto, serragem — e a população de bactérias e outros microrganismos normalmente presentes na matéria orgânica. Além disso, necessita-se apenas de oxigênio e umidade. A trituração da matéria orgânica não é essencial, mas isso propicia uma grande área superficial para o ataque microbiano, acelerando assim o processo.

Numa pilha de composto, o crescimento microbiano acelera rapidamente, gerando calor, a maior parte do qual é retida porque as camadas externas de matéria orgânica atuam como isolante. Em um grande monte de composto (2 metros × 2 metros × 1,5 metro, por exemplo), a temperatura interior sobe para cerca de 70° C; em montes pequenos, ela usualmente alcança 40° C. À medida que a temperatura sobe, a população de decompositores muda, com formas termofílicas e termotolerantes substituindo os organismos previamente presentes. Com a morte das formas originais, sua matéria orgânica também se torna parte dos produtos. Um efeito colateral útil do aumento de temperatura é que a maioria das bactérias patogênicas comuns que possam estar presentes, por exemplo, na lama do esgoto é destruída, assim como os cistos, ovos e outras formas imaturas de parasitas de plantas e animais.

Com a passagem do tempo, mudanças de pH também ocorrem numa pilha de composto. O valor inicial de pH é usualmente um pouco ácido (por volta de 6,0), o qual é comparável com o pH da maioria dos fluidos vegetais. Durante os primeiros estágios de decomposição, a produção de ácidos causa uma maior acidificação, com o decréscimo do pH até cerca de 4,5 a 5,0. Contudo, à medida que a temperatura aumenta, o pH também aumenta; eventualmente o pH do material em decomposição se estabiliza em valores alcalinos (7,5 a 8,5).

Um importante fator em processos de compostagem (como em todo processo de crescimento biológico) é a razão entre carbono e nitrogênio. Uma razão de cerca de 30 para 1 (por peso) é ótima. Se a quantidade de carbono é maior, o crescimento microbiano diminui. Se a quantidade de nitrogênio é maior, uma parte escapa como amônia. Se os materiais da compostagem são muito ácidos, calcário (carbonato de cálcio) pode ser adicionado para balancear o pH; contudo, se é adicionado muito calcário, ocorre um aumento na perda de nitrogênio.

Estudos envolvendo pilhas de composto municipal em Berkeley, Califórnia, demonstraram que se grandes pilhas eram mantidas úmidas e aeradas, a compostagem podia ser completada em apenas duas semanas. Entretanto, geralmente três meses ou mais durante o inverno são necessários para completar o processo. Se o composto é adicionado ao solo antes que o processo de compostagem esteja completado, ele pode temporariamente exaurir o nitrogênio solúvel do solo.

A compostagem pode ser um meio muito útil de desfazer-se de resíduos, pois ela reduz grandemente o volume desses. Em Scarsdale, Nova Iorque, por exemplo, folhas decompostas num local municipal foram reduzidas a um quinto de seu volume original. Ao mesmo tempo, elas formaram um útil condicionador de solo, melhorando tanto a aeração como a capacidade de retenção de água. Análises químicas indicam, contudo, que um composto rico freqüentemente contém, em peso seco, apenas cerca de 1,5 a 3,5% de nitrogênio, 0,5 a 1,0% de fósforo e 1,0 a 2,0% de potássio. Entretanto, de modo diferente dos fertilizantes comerciais, o composto pode ser uma fonte de aproximadamente todos os elementos necessários para as plantas. O composto promove um balanço contínuo de nutrientes, liberando-os gradualmente à medida que ele se decompõe no solo.

Hoje, a principal força impulsionadora por trás da compostagem é o custo crescente da eliminação de resíduos e o aumento da dificuldade em achar locais adequados de deposição — locais que não afetem negativamente o ambiente ou poluam nossas águas. Infelizmente, a compostagem ainda tem um longo caminho para se tornar economicamente viável como um substituto para os fertilizantes manufaturados para a agricultura comercial.

nutrientes necessária para um rendimento ótimo das culturas e quanto a capacidade de vários solos em fornecer esses nutrientes — tem sido de grande valor prático na agricultura e horticultura. Devido ao aumento constante na necessidade mundial de alimentos, esse tipo de pesquisa sem dúvida continuará a ser essencial.

DEFICIÊNCIAS E TOXIDEZ NO SOLO

Modificação e manipulação dos solos, como por exemplo pela adição de fertilizantes, pelo aumento do pH com a aplicação de calcário, ou pela remoção do excesso de sais por lavagem com água, podem não ser o único meio de melhorar e manter a produção das culturas em solos que estão em nível de fertilidade abaixo do ótimo. Pelo uso do conhecimento e técnicas de seleção de plantas e nutrição vegetal, pode ser possível selecionar e desenvolver cultivares de plantas agrícolas que são melhor adaptadas ao crecimento em ambientes com deficiência de nutrientes. O fato de existirem plantas não cultivadas que conseguem crescer em ambientes nutricionais diferentes daqueles em que as espécies cultivadas crescem mostra que é possível desenvolver tais cultivares. Um exemplo desse tipo de solo são as turfeiras, nas quais o pH pode ser menor que 4,0, e os locais de exploração de minério, onde freqüentemente ocorrem

altas concentrações de metais potencialmente tóxicos, como o zinco.

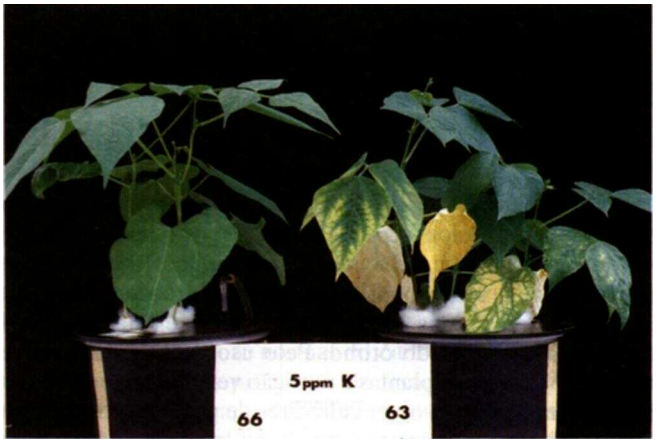
Em uma tentativa de desenvolver variedades de feijão (*Phaseolus vulgaris*) tolerantes ao estresse de deficiência de potássio, variedades foram coletadas de várias partes do mundo e crescidas em uma solução nutritiva contendo níveis inadequados de potássio. Todos os outros nutrientes estavam em condições ótimas. Os extremos no crescimento do feijão sob a deficiência de potássio imposta são mostrados na Fig. 27.18. Emanuel Epstein e colaboradores tiveram sucesso extraordinário no isolamento de cultivares de cevada (*Hordeum vulgare*) tolerantes a altas concentrações de sal. Os cultivares mais tolerantes cresceram razoavelmente até mesmo quando irrigados com água do mar, ao invés de água doce.

EFICIÊNCIA NA FIXAÇÃO DE NITROGÊNIO

A manipulação da fixação biológica de nitrogênio também oferece um magnífico potencial para melhorar a eficiência na utilização desse nutriente. Um aspecto da pesquisa nessa área é o melhoramento da eficiência da associação de leguminosas com *Rhizobium* e *Bradyrhizobium*. Exemplo disso é a seleção genética tanto de leguminosas como de bactérias. Tais seleções poderiam identificar combinações que resultariam num aumento na fixação em ambientes específicos, sendo que esse aumento pode ser resultado de uma grande eficiência fotossintética nas leguminosas, de forma que mais carboidratos estejam disponíveis para a fixação de nitrogênio e crescimento das bactérias. Contudo, a fixação de nitrogênio requer considerável quantidade de energia, e então o incremento na fixação pode levar a uma menor produtividade na parte aérea.

Uma segunda aborgadem de pesquisa é o desenvolvimento de associações adicionais e mais efetivas entre bactérias fixadoras de nitrogênio de vida livre e plantas superiores. No Brasil, no começo da década de 70, muitos tipos de bactérias fixadoras de nitrogênio foram encontradas crescendo em associações com as raízes de certas gramíneas tropicais; por exemplo, a gramínea *Digitaria* foi encontrada mantendo populações da bactéria *Azospirillum*. Associações similares com algumas das principais culturas fornecedoras de alimento no mundo, como o milho (*Zea mays*) e a cana-de-açúcar (*Saccharum*), têm sido relatadas. Embora os benefícios práticos para a agricultura possam ser magníficos, a efetividade da associação entre fixadoras de nitrogênio e gramíneas como o milho ainda é incerto.

Provavelmente a abordagem de pesquisa mais estimulantes seja encontrada na engenharia genética: a modificação e transferência de genes necessários à fixação de nitrogênio de um organismo para outro (Cap. 29).



27.18
Comparação dos sintomas de deficiência de potássio em linhagens de feijão (Phaseolus vulgaris). *Na linhagem da esquerda (linhagem 66), a planta é tolerante a um nível de deficiência de potássio, enquanto a planta da direita (linhagem 63) é claramente uma linhagem não-tolerante.*

EFEITOS DA POLUIÇÃO

Os efeitos tóxicos de vários agentes inorgânicos lançados no ambiente como poluentes são também de interesse para a pesquisa. Plantas cultivadas, por exemplo, podem ser adversamente afetadas por metais pesados como cobre e cádmio. Ecossistemas aquáticos, em particular, têm sido danificados, pois eles se têm tornado áreas de deposição de lixo industrial e municipal. A introdução de nitrogênio e fósforo — os nutrientes eutróficos primários — em ecossistemas de água doce tem resultado em crescimento excessivo de algas e plantas superiores aquáticas, reduzindo dessa forma seriamente o valor recreativo de lagos e rios afetados.

Tanto os ecossistemas terrestres quanto, particularmente, os aquáticos são sujeitos a amplos ambientes devido à chuva ácida. A chuva ácida resulta da interação de dióxido de enxofre e óxidos de nitrogênio — derivados principalmente de combustão de combustíveis fósseis — com a umidade atmosférica para formar ácidos sulfúrico e nítrico. Esses ácidos dão um alto grau de acidez à chuva. Chuva ácida pode ter efeitos adversos nas plantas, no intemperismo das rochas e minerais, na solubilidade de metais potencialmente tóxicos e até mesmo na saúde humana (ver Cap. 32).

Resumo

Um total de 16 nutrientes inorgânicos são necessários à maioria das plantas para crescimento normal. Desses, carbono, hidrogênio e oxigênio são derivados do ar e da água. Os restantes são absorvidos pelas raízes sob a forma de íons. Esses 16 elementos são categorizados como macronutrientes ou micronutrientes, dependendo das quantidades nas quais eles são necessários. Os macronutrientes são carbono, oxigênio, hidrogênio, nitrogênio, potássio, cálcio, fósforo, magnésio e enxofre. Os micronutrientes são ferro, cloro, cobre, manganês, zinco, molibdênio e boro. Alguns nutrientes inorgânicos, como o sódio e o cobalto, são essenciais somente para certos organismos específicos.

Nutrientes inorgânicos executam vários papéis importantes nas células. Eles regulam a osmose e afetam a permeabilidade celular. Alguns deles funcionam como componentes estruturais das células, como componentes de metabólitos essenciais e como ativadores e componentes de enzimas.

As propriedades químicas e físicas dos solos são críticas na determinação da capacidade que eles têm em fornecer os nutrientes inorgânicos, além da água e de outras condições necessárias para produção máxima das plantas cultivadas. O intemperismo das rochas e minerais fornece os componentes não-orgânicos dos solos. Todos os nutrientes inorgânicos, exceto o nitrogênio, são derivados de processos de intemperismo. Além disso, os solos contêm matéria orgânica e espaços porosos ocupa-

dos por proporções variadas de água e gases. Sob condições agrícolas, nitrogênio, fósforo e potássio são os nutrientes mais limitantes do crescimento vegetal e mais freqüentemente adicio-nados aos solos como fertilizantes.

Cada nutriente inorgânico essencial circula num ciclo complexo entre os organismos e entre estes e o ambiente. A circulação do nitrogênio através do solo, passando pelas plantas e animais e de volta ao solo, é conhecida como o ciclo do nitrogênio.

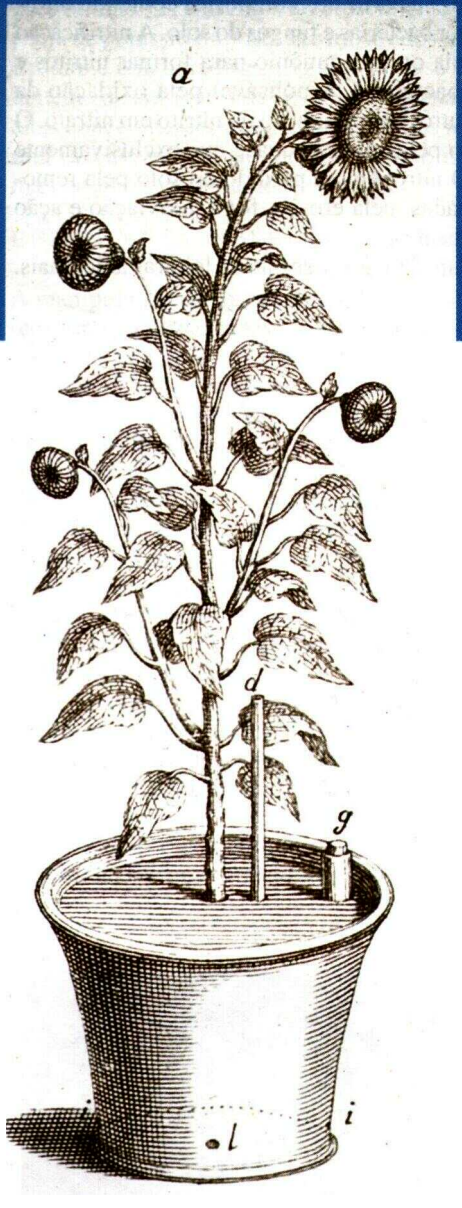
O nitrogênio é reposto no solo primariamente pela sua fixação, processo pelo qual N_2 é reduzido a NH_3 (NH_4^+), estando, assim, disponível para incorporação em esqueletos carbônicos formando aminoácidos e outros compostos orgânicos nitrogenados. A fixação biológica do nitrogênio é executada por bactérias. Estas incluem bactérias (*Rhizobium* e *Bradyrhizobium*) que são simbiontes de plantas leguminosas, bactérias de vida livre e actinomicetos vivendo em relação simbiótica com alguns poucos gêneros de plantas não-leguminosas. Na agricultura, as plantas são removidas do solo e o nitrogênio e outros elementos não são reciclados como acontece na natureza; por isso, eles precisam ser repostos em forma orgânica ou inorgânica.

O nitrogênio também alcança o solo na forma de materiais orgânicos de origem vegetal e animal. Essas substâncias são decompostas por alguns organismos do solo. A amonificação — a liberação de íons NH_4^+ a partir dos compostos contendo nitrogênio — é executada por bactérias e fungos do solo. A nitrificação é a oxidação da amônia ou íons amônio para formar nitritos e nitratos; um tipo de bactéria é responsável pela oxidação da amônia em nitrito, e outro, pela oxidação do nitrito em nitrato. O nitrogênio é absorvido pelas plantas quase que exclusivamente na forma de nitrato. O nitrogênio é perdido do solo pela remoção das plantas cultivadas, pela erosão, fogo, lixiviação e ação de bactérias desnitrificantes.

Ver o final do Cap. 28 para sugestão de leituras adicionais.

CAPÍTULO 28

O Movimento da Água e Solutos nas Plantas



28.1
Esquema de uma planta de girassol de acordo com a descrição dos experimentos de Stephen Hales sobre o movimento da água através da planta. Hales descobriu que a maior parte da água absorvida pela planta era perdida pela transpiração.

A capacidade da planta em transportar tanto nutrientes orgânicos e inorgânicos assim como a água por todo o vegetal é fundamental na determinação da estrutura e função de seus componentes, bem como no desenvolvimento e na forma de toda a planta. Na primeira parte deste capítulo, serão examinados o movimento da água e solutos pela planta, do solo até a parte aérea. A seguir, até o final do capítulo, serão abordados o movimento dos solutos e da água dos locais de fotossíntese para as demais regiões da planta. Iniciaremos o capítulo com a descrição da transpiração, pois este processo é o maior fator determinante no movimento da água através da planta.

O Movimento da Água e Nutrientes Inorgânicos Através da Planta

TRANSPIRAÇÃO

No início do século 18, Stephen Hales, um médico inglês, observou que as plantas assimilam uma quantidade maior de água do que os animais. Ele calculou que um girassol, volume a volume, absorve e transpira 17 vezes mais água do que um ser humano a cada 24 horas (Fig. 28.1). Na verdade, a quantidade total de água absorvida por qualquer planta é enorme — muito maior do que a utilizada por qualquer animal de peso equivalente. Um animal utiliza menos água devido à contínua recirculação de parte dessa água pelo seu corpo, na forma de plasma sanguíneo e outros fluidos (nos vertebrados). Aproximadamente 99% da água absorvida pelas raízes é liberada para o ar pela planta como vapor d'água (Quadro 28.1). Este processo, conhecido como **transpiração**, pode envolver qualquer parte do organismo vegetal acima do solo; as folhas, entretanto, são os principais órgãos da transpiração.

Por que as plantas perdem quantidades tão grandes de água na transpiração? Esta pergunta pode ser respondida considerando-se os requisitos para a principal função da folha, a fotossíntese — a fonte de todo alimento para a planta. A energia necessária para a fotossíntese vem da luz solar. Contudo, para obter uma fotossíntese máxima, a planta deve expor o máximo de sua superfície ao sol, criando ao mesmo tempo uma grande superfície

Quadro 28.1 ***Perda de água pela transpiração por uma planta durante a estação de crescimento***

Planta	Perda de Água (litros)
Feijão de vaca (*Vignia sinensis*)	49
Batata (*Solanum tuberosum*)	95
Trigo (*Triticum aestivum*)	95
Tomate (*Lycopersicon esculentum*)	125
Milho (*Zea mays*)	206

De J.F. Ferry, *Fundamentals of Plant Physiology*, Macmillan Publishing Company, New York, 1959.

de transpiração; mas a luz solar não é o único requisito para a fotossíntese; os cloroplastos também precisam de dióxido de carbono. Na maioria dos casos, o dióxido de carbono está facilmente disponível no ambiente da planta, mas para o dióxido de carbono penetrar na célula vegetal, o que ocorre por difusão, este deve estar em solução, pois a membrana plasmática é praticamente impermeável à forma gasosa do dióxido de carbono. Por este motivo, o gás deve entrar em contato com uma superfície celular úmida. Entretanto, sempre que a água entra em contato com o ar, ocorre evaporação. Em outras palavras, a captação de dióxido de carbono para a fotossíntese e a perda de água pela transpiração estão ligadas de forma complexa na vida de uma planta fotossintetizante.

CONTROLE DA TRANSPIRAÇÃO

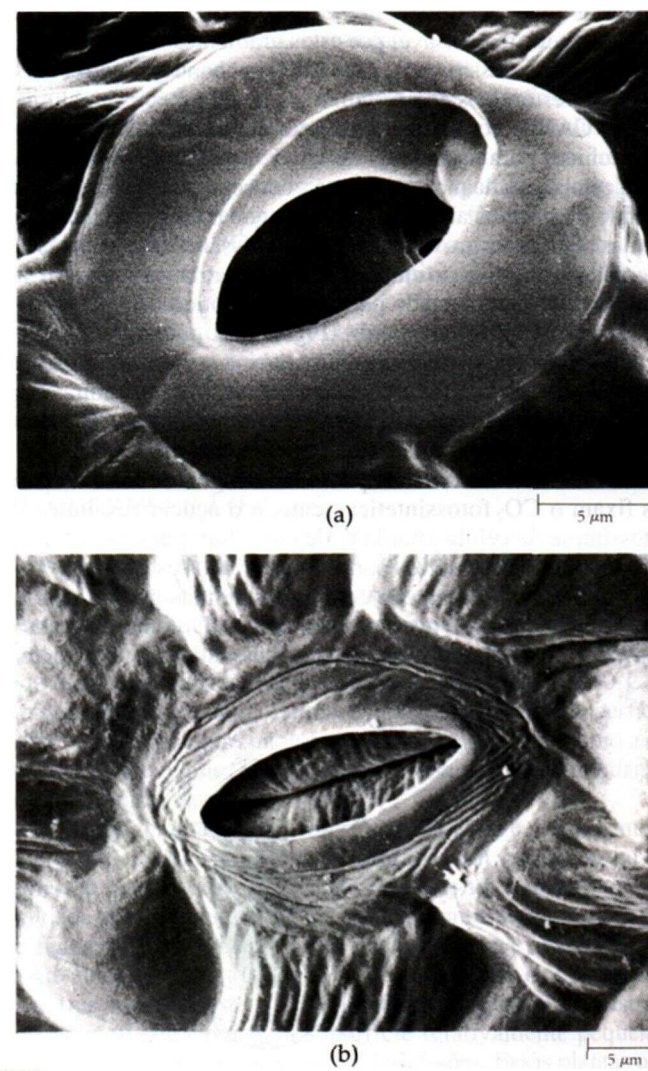
A transpiração — às vezes chamada de um "mal inevitável" — pode ser extremamente danosa para uma planta. Transpiração excessiva (a perda de água excedendo a absorção) retarda o crescimento de muitas plantas e causa a morte de muitas outras por desidratação. Apesar de sua longa história evolutiva, as plantas não desenvolveram uma estrutura favorável à entrada de CO_2, essencial à fotossíntese e desfavorável à perda de vapor d'água pela transpiração. No entanto, várias adaptações especiais minimizam a perda de água enquanto otimizam a captação do dióxido de carbono.

Cutícula e Estômatos

As folhas são recobertas por uma cutícula que torna a sua superfície impermeável tanto à água quanto ao dióxido de carbono. Somente uma pequena fração da água perdida pela transpiração sai através deste revestimento protetor, e outra pequena fração é perdida através das lenticelas na casca. A maior parte da água perdida pela transpiração nas plantas vasculares ocorre através dos estômatos (Fig. 28.2). A transpiração estomática envolve dois passos: (1) a evaporação da água das superfícies das paredes celulares adjacentes aos espaços intercelulares, ou espaços aeríferos da folha, e (2) a difusão do vapor d'água resultante dos espaços intercelulares para a atmosfera através dos estômatos (ver Fig. 28.19).

Os estômatos são pequenas aberturas na epiderme, cada uma circundada por duas células-guarda, as quais podem mudar sua forma para efetuar a abertura e o fechamento dos poros. Os estômatos são encontrados também em caules jovens, porém são mais abundantes nas folhas. O número de estômatos pode ser muito grande; por exemplo, existem aproximadamente 12.000 estômatos por centímetro quadrado na superfície foliar do fumo (*Nicotiana tabacum*). Os estômatos formam uma estrutura alveolar de espaços cheios de ar dentro da folha que circunda as células de paredes delgadas do mesófilo. O ar nesses espaços — que perfazem de 15 a 40% do volume total da folha — está saturado de vapor d'água, que evapora da superfície úmida das células do mesófilo. Apesar de a abertura dos estômatos representar somente 1% da superfície foliar total, mais de 90% da água perdida na transpiração pela planta é perdida através dos estômatos. O restante é perdido através da cutícula.

O fechamento dos estômatos não impede apenas a perda de vapor d'água pela folha, mas, como já foi mencionado, também impede a entrada de dióxido de carbono na folha. Uma certa quantidade de dióxido de carbono, contudo, é produzida pela planta durante a respiração, e com a disponibilidade de luz, este



28.2
Elétron-micrografias de varredura mostram (a) *estômato aberto na epiderme de folhas de pepino* (Cucumis sativus) *e* (b) *fechado na epiderme de folhas de sálvia* (Apium petroselium). *Os estômatos formam uma estrutura alveolar de espaços cheios de ar dentro da folha, que circunda as células fotossintetizantes de paredes delgadas do mesófilo. Os espaços vazios estão saturados de vapor d'água que evaporou das superfícies das células do mesófilo.*

dióxido de carbono pode ser utilizado para a manutenção de um nível muito baixo de fotossíntese mesmo quando os estômatos estão fechados.

O Mecanismo dos Movimentos Estomáticos

Os movimentos estomáticos resultam das variações da pressão de turgor nas células-guarda. A abertura ocorre quando solutos são acumulados ativamente nessas células. O acúmulo de solutos (e a diminuição resultante no potencial hídrico das células-guarda) causa um movimento osmótico da água para dentro das células-guarda e origina uma pressão de turgor que ultrapassa a das células epidérmicas adjacentes. O fechamento dos estômatos acontece pelo processo inverso: com a diminuição dos solutos nas células-guarda (e o aumento resultante no potencial hídrico destas células), a água sai das células-guarda e a pressão de turgor diminui. Então, a manutenção ou perda de turgor deve-se ao movimento osmótico da água para dentro ou para fora das células ao longo de um gradiente de potencial hídrico.

O maior responsável por estes gradientes de potencial hídrico é o íon potássio (K^+). Este íon foi encontrado nas células-guarda de estômatos abertos em mais de 50 espécies, incluindo plantas CAM cujos estômatos abrem durante a noite (ver Cap. 7). Técnicas para estimar os níveis de potássio dentro de uma única célula-guarda mostraram que a concentração de K^+ aumenta quando o estômato abre e diminui quando o estômato fecha. As células adjacentes provêm a reserva necessária de íons potássio. O gradiente de potássio entre as células-guarda varia significativamente e é acompanhado pelo fluxo osmótico de água e pelas mudanças de turgor resultantes (Fig. 28.3).

Transportados juntamente com os íons K^+ estão os íons carregados negativamente (ânions), necessários para compensar o movimento de carga positiva. Dois ânions envolvidos nesse papel são o cloro e o malato (um íon com dois grupos $-COO^-$). Evidências recentes indicam que as células-guarda dos cloroplastos fixam o CO_2 fotossinteticamente, e o açúcar resultante da fotossíntese da célula-guarda pode contribuir para a concentração de solutos necessários para a abertura dos estômatos.

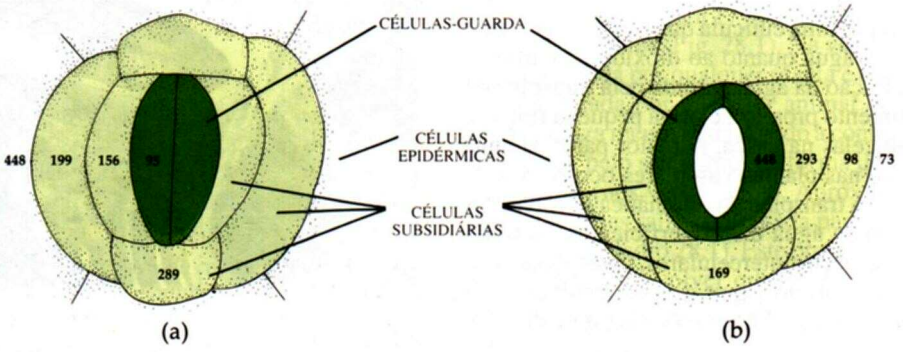
A estrutura da parede celular das células-guarda tem um papel crucial nos movimentos estomáticos. Durante a expansão dos pares de células-guarda, duas características físicas forçam as células-guarda a curvarem-se, abrindo então o poro. Uma dessas características é a orientação radial das microfibrilas de celulose da parede celular das células-guarda (Fig. 28.4a). Este **estriamento radial** permite o alongamento das células-guarda enquanto evitam sua expansão lateral. A segunda característica é encontrada nas extremidades das células-guarda, onde uma célula está presa à outra. Esta parede comum mantém basicamente constante o seu comprimento durante a abertura e fechamento dos estômatos. Conseqüentemente, aumento na pressão de turgor faz com que as paredes externas (dorsais) das células-guarda movimentem-se para fora em relação à sua estrutura normal. Quando isto acontece, o estriamento radial transmite este movimento para a parede adjacente ao poro (parede ventral), e o poro abre. A Fig. 28.4b até d descreve os resultados de alguns experimentos com balões que foram utilizados para representar o papel do estriamento radial no movimento dos estômatos.

Fatores que Afetam o Movimento dos Estômatos

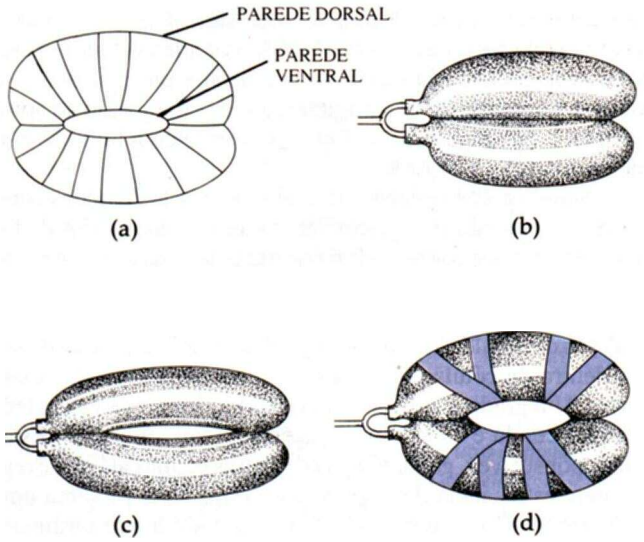
Vários fatores ambientais afetam a abertura e o fechamento dos estômatos, sendo a perda de água o de maior influência. Quando o turgor da folha cai abaixo de certo ponto crítico, que é variável para cada espécie, a abertura do estômato é menor. O efeito da perda de água predomina sobre os demais fatores que afetam o estômato, mas mudanças nos estômatos podem ocorrer independentemente do ganho ou perda total de água pela planta. O exemplo mais notável é encontrado em muitas espécies, nas quais os estômatos abrem regularmente pela manhã e fecham à noite, mesmo não havendo mudanças na quantidade de água disponível para a planta.

Em muitas plantas, há aumento acentuado nos níveis de ácido abscísico (ABA) durante períodos de estresse hídrico. Quando fornecido exogenamente, sendo absorvido pelo sistema radicular ou aplicado nas folhas, o ABA causa o fechamento dos estômatos em poucos minutos; entretanto, o efeito do ABA no movimento estomático é rapidamente revertido. Perda de soluto (K^+) nas células-guarda inicia-se quando o ABA de origem mesofítica atinge os estômatos, sinalizando a estes que as células do mesófilo estão experimentando estresse hídrico.

Outros fatores ambientais que afetam o movimento estomático incluem a *concentração de dióxido de carbono, luz* e *tem-*



28.3
Variações quantitativas nas concentrações de potássio através do complexo estomático (células-guarda e células subsidiárias) e as células epidérmicas adjacentes em folhas de Commelina communis. *As células-guarda da folha de* Commelina *estão associadas a seis células subsidiárias, quatro laterais e duas terminais.* (a) *Concentrações do potássio vacuolar nas diversas células quando o estômato está fechado.* (b) *Concentrações de potássio vacuolar nas diversas células quando o estômato está aberto. Microeletrodos sensíveis ao potássio foram utilizados para determinar a concentração de potássio em células individuais. Os valores de K^+ estão expressos em mM (milimoles) por mililitro.*



28.4
(a) *Representação esquemática de um par de células-guarda. As linhas radiais indicam o arranjo radial das microfibrilas de celulose na parede celular das células-guarda. A partir de* (b) *até* (d) *esquemas dos modelos (balões) utilizados no estudo do efeito do estriamento radial na abertura do estômato.* (b) *Dois balões parcialmente inflados e unidos até próximo de suas pontas.* (c) *Os mesmos balões com alta pressão (totalmente inflados). Uma pequena abertura é visível.* (d) *Um par de balões totalmente inflados após terem sido colocadas faixas de fitas adesivas para simular o estriamento radial. A abertura é maior que em* (c).

peratura. Em muitas espécies, um aumento na concentração de CO_2 causa o fechamento estomático. A amplitude dessa resposta ao CO_2 varia bastante de espécie para espécie e com o grau de estresse hídrico a que uma dada planta foi ou está sendo submetida. Em milho (*Zea mays*), o estômato pode responder a variações de CO_2 em questão de segundos. O ponto de sensibilidade aos níveis de CO_2 está localizado dentro das células-guarda.

Na maioria das espécies, o estômato se abre em presença de luz e fecha no escuro. Isto pode ser explicado em parte pela utilização fotossintética do CO_2, que acarreta a redução no nível de CO_2 dentro da folha. A luz deve, contudo, ter um efeito mais direto sobre o estômato. A luz azul é conhecida há muito por estimular a abertura do estômato independentemente do CO_2. Por exemplo, protoplastos de células-guarda de cebola (*Allium cepa*) aumentam de volume na presença de K^+ quando iluminados com luz azul. O pigmento que absorve a luz azul (uma flavina ou flavoproteína localizada no tonoplasto e possivelmente na membrana plasmática) promove captação de K^+ pelas células-guarda. A resposta à luz azul está envolvida na abertura estomática no início da manhã e nas respostas estomáticas a pequenos raios de sol que penetram pela copa foliar e duram de poucos segundos a minutos.

Existem também evidências para a ocorrência da abertura estomática estimulada pela luz vermelha mediada pelos cloroplastos das células-guarda. Aparentemente os cloroplastos fornecem o ATP, que alimenta o bombeamento de prótons na membrana plasmática da célula-guarda, sítio ativo para a entrada de K^+. Acredita-se que os cloroplastos das células-guarda estejam envolvidos na adaptação estomática ao sol, sombra e temperatura.

Dentro das faixas normais (10°−25°C), variações de temperatura têm pouco efeito no comportamento dos estômatos, mas temperaturas maiores que 30°-35°C podem levar ao fechamento dos estômatos. Contudo, pode-se prevenir o fechamento mantendo a planta num ambiente isento de dióxido de carbono, o que sugere que variações na temperatura atuariam primariamente afetando a concentração de dióxido de carbono na folha. Um aumento na temperatura resulta em um aumento da respiração e um aumento concomitante da concentração intercelular de dióxido de carbono, a qual deve ser a causa real do fechamento estomático em resposta ao aquecimento. Muitas plantas em climas quentes fecham seus estômatos regularmente ao meio-dia, devido aparentemente ao efeito da temperatura sobre o acúmulo de dióxido de carbono e devido à desidratação das folhas, à medida que a perda de água pela transpiração excede o ganho de água pela absorção.

Os estômatos não respondem somente a fatores ambientais mas também exibem ritmos diários de abertura e fechamento que parecem ser controlados pela própria planta — ou seja, eles também exibem ritmos circadianos (ver Cap. 20).

Os estômatos da maioria das plantas estão abertos durante o dia e fechados à noite, mas isto não ocorre em todas as plantas. Uma grande variedade de plantas suculentas — incluindo os cactos, o abacaxi (*Ananas comosus*) e membros da família crassulácea — abrem seus estômatos à noite, quando as condições estão menos favoráveis para a transpiração. O metabolismo ácido das crassuláceas (CAM), característico dessas plantas, tem uma via para o fluxo de carbono não muito diferente daquela das plantas C_4, como discutido no Cap. 7. De noite, quando seus estômatos estão abertos, plantas CAM captam o dióxido de carbono e o convertem em ácidos orgânicos. Durante o dia, quando os seus estômatos estão fechados, o dióxido de carbono é liberado desses ácidos orgânicos para ser utilizado na fotossíntese.

FATORES QUE AFETAM A TAXA DE TRANSPIRAÇÃO

Apesar de a abertura e o fechamento dos estômatos serem os fatores que mais afetam a taxa de transpiração, vários outros fatores, tanto ambientais como da própria planta, influenciam a transpiração. Um dos mais importantes é a *temperatura*. A velocidade de evaporação da água dobra a cada aumento de 10°C na temperatura. Entretanto, como a evaporação resfria a superfície foliar, sua temperatura não se eleva tão rapidamente como a do ar circundante. Como já descrito, os estômatos fecham quando as temperaturas excedem 30°-35°C.

A *umidade* também é importante. A água é perdida muito mais devagar numa atmosfera já saturada com vapor d'água. As folhas de plantas que crescem em florestas sombreadas, onde a umidade geralmente é alta, tipicamente apresentam grandes superfícies foliares, pois o seu principal problema é obter luz suficiente e não perder a água. Em contraste, plantas de pradaria ou de outras áreas expostas freqüentemente possuem folhas estreitas caracterizadas por uma superfície relativamente pequena, cutículas espessas e estômatos em depressões. Essas plantas obtêm toda a luz que necessitam, mas estão em constante perigo de perda excessiva de água.

Correntes de ar também afetam a taxa de transpiração. Uma brisa esfria a sua pele num dia quente, porque elimina o vapor d'água que havia se acumulado próximo à superfície cutânea, acelerando assim a velocidade de evaporação da água de seu corpo. Do mesmo modo, o vento retira o vapor d'água das

superfícies foliares. Às vezes, se o ar for muito úmido, o vento pode diminuir a transpiração ao esfriar a folha, mas uma brisa seca aumentará muito a evaporação. Folhas de plantas que crescem em áreas expostas ao vento freqüentemente são pilosas; acredita-se que os pêlos protejam as superfícies foliares da ação do vento e assim diminuam a taxa de transpiração por estabilizar a camada de ar imediatamente acima da superfície foliar.

O TRANSPORTE DE ÁGUA: O MECANISMO DA COESÃO-TENSÃO

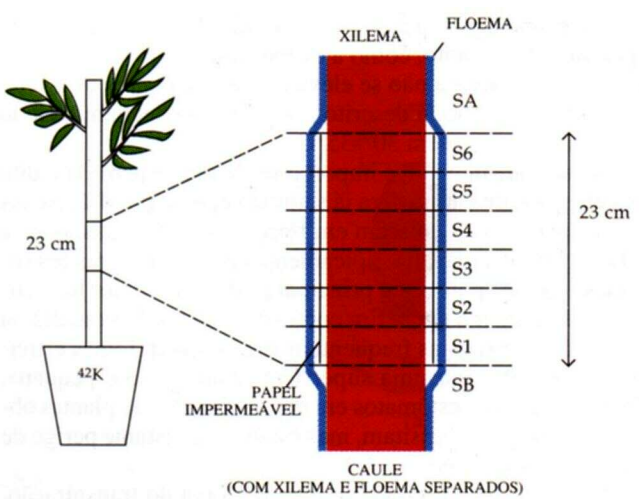
A água entra na planta pelas raízes e sai, em grandes quantidades, pelas folhas. Como a água vai de um lugar para outro, freqüentemente a grandes distâncias no eixo vertical? Esta pergunta tem intrigado muitas gerações de botânicos.

A via geral que a água percorre durante sua ascensão foi claramente identificada. Pode-se seguir esta via simplesmente colocando um caule cortado em água colorida com um corante, que não cause danos à planta (preferencialmente, o caule deve ser cortado sob a água para evitar a entrada de ar nos elementos condutores do xilema), e então seguir o caminho dos líquidos até as folhas. O corante praticamente delimita os elementos condutores do xilema. Experimentos utilizando isótopos radioativos confirmam que o isótopo e presumivelmente a água realmente se movem através dos elementos de vaso (ou traqueídeos) do xilema. No experimento mostrado na Fig. 28.5, cuidados têm que ser tomados para separar o xilema do floema. Experimentos preliminares onde não foi efetuada esta separação produziram resultados ambíguos devido à existência de um movimento lateral, entretanto, como demonstrado no experimento, este não é necessário para o movimento geral da água e minerais do solo para a folha.

Agora que conhecemos o caminho que a água percorre, a próxima pergunta a fazer é "Como a água se movimenta?". A lógica sugere duas possibilidades: a água pode ser empurrada da base ou puxada a partir do ápice. Como podemos ver, a primeira dessas possibilidades não é a resposta. Resumidamente, a pressão radicular (ver Cap. 20) não existe em todas as plantas, e naquelas plantas nas quais está presente não é suficiente para empurrar a água até o ápice de uma árvore. Além disso, experimentos simples (como aqueles envolvendo o caule cortado) excluem a pressão radicular como um fator crucial. Conseqüentemente resta-nos a hipótese de que a água é puxada em direção ao ápice da planta, e esta hipótese é correta, de acordo com todas as evidências atuais.

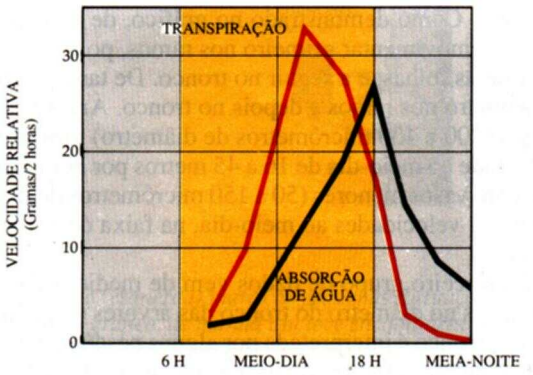
Quando a água evapora das superfícies das paredes celulares que delimitam os espaços intercelulares no interior da folha durante a transpiração, esta é reposta pela água existente dentro da célula. A água difunde-se livremente através da membrana plasmática, já que esta é permeável à água mas não o é para os solutos da célula. Como conseqüência, a concentração de solutos dentro da célula aumenta e o potencial hídrico da célula diminui. Um gradiente de potencial hídrico, então, se estabelece entre esta célula e as células adjacentes, mais saturadas. Estas células, por sua vez, ganham água de outras células até que eventualmente esta cadeia de eventos atinja um vaso e exerça uma sucção ou tensão na água do xilema. Devido à extraordinária coesão entre as moléculas de água, esta tensão é transmitida por todo o caminho da água no caule até as raízes, então a água é retirada das raízes, sobe para o xilema e é distribuída para as células que estão perdendo vapor d'água para a atmosfera (Fig. 28.6). Esta perda de água forma um potencial hídrico mais negativo nas raízes e aumenta a sua capacidade de absorver água do solo. Por esta razão, o potencial hídrico menor nas folhas, devido à transpiração e/ou à utilização da água pelas folhas, resulta num gradiente de potencial hídrico das folhas para a solução do solo na superfície das raízes. Este gradiente de potencial hídrico é a força motriz para o movimento da água ao longo do *continuum* solo-planta-atmosfera.

Esta teoria do movimento da água é conhecida como **teoria da coesão e tensão**, porque a propriedade da água de resistir à tensão depende da capacidade de coesão da água (Fig. 28.7). Entretanto, a teoria pode também ser conhecida como *teoria da coesão, adesão e tensão,* pois a adesão das moléculas de água às paredes dos traqueídeos e vasos do xilema e às paredes das células das folhas e raízes é tão importante como o são a tensão e coesão para a ascensão da água. As paredes celulares ao longo



	SEGMENTO DO CAULE	^{42}K (CONCENTRAÇÃO NO XILEMA EM PPM)	^{42}K (CONCENTRAÇÃO NO FLOEMA EM PPM)
ACIMA DA REGIÃO SEGMENTADA	SA	47	53
REGIÃO SEGMENTADA	S6	119	11.6
	S5	122	0.9
	S4	112	0.7
	S3	98	0.3
	S2	108	0.3
ABAIXO DA REGIÃO SEGMENTADA	S1	113	20
	SB	58	84

28.5
Potássio radioativo (^{42}K) foi adicionado à água do solo e demonstra que o xilema é o canal para o movimento ascendente tanto da água como de íons inorgânicos. Um papel impermeável foi inserido entre o xilema e o floema para evitar o transporte lateral do isótopo. As quantidades relativas de ^{42}K detectadas em cada segmento do caule estão indicadas na tabela.



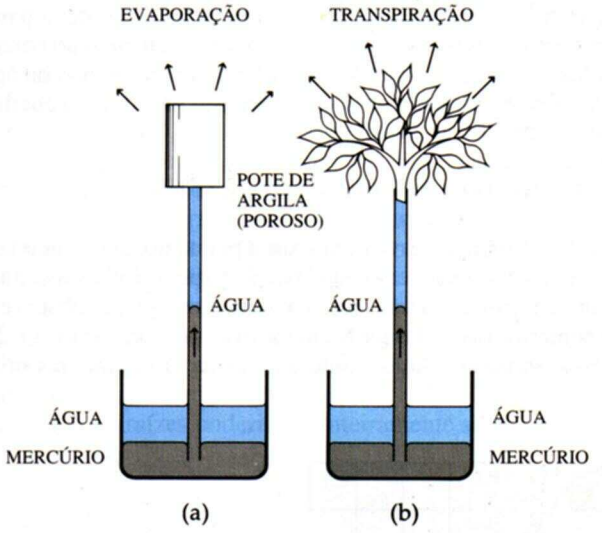
28.6
Medições do movimento da água em árvores de freixo (Fraxinus) *mostram que o aumento da absorção de água segue o aumento da transpiração. Estes dados sugerem que a perda de água gera a força necessária para sua absorção.*

das quais a água se movimenta evoluíram como uma superfície muito eficiente na atração da água, obtendo máxima vantagem da capacidade de adesão dessas moléculas de água e proporcionando, assim, uma situação na qual a coesão se verifica rapidamente.

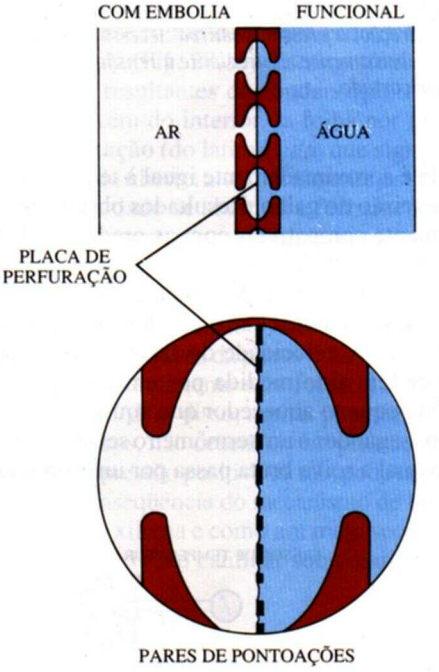
A coesão das moléculas de água no xilema é aumentada pelo efeito da filtração radicular, que remove partículas finas que poderiam causar a formação de bolhas, e pelo pequeno diâmetro dos vasos do xilema — vasos e traqueídeos — através dos quais a água se movimenta. Apesar da filtração radicular, a formação de bolhas pode acontecer, sendo isto um fato normal em muitas árvores. A *cavitação* (ruptura da coluna de água) e a *embolia* (preenchimento dos vasos e/ou traqueídeos com ar) subseqüente são prejudiciais para o mecanismo da tensão e coesão. (Elementos traqueais com embolia não podem conduzir água; ver também a discussão no Cap. 21.) Felizmente, o pequeno tamanho das pontoações existentes nas paredes dos traqueídeos e/ou elementos de vasos contíguos auxiliam a isolar uma bolha de ar num único traqueídeo ou vaso (Fig. 28.8).

Não há dúvidas de que a resistência tênsil da água é grande o suficiente para evitar a separação das moléculas de água sob a tensão necessária para a ascensão da água no xilema de árvores altas. Por exemplo, foi demonstrado que uma coluna de água em um tubo capilar fino é capaz de suportar uma tensão de −26,4 megapascal; a tensão estimada para mover a água até o topo de uma sequóia gigante (*Sequoia sempervirens*) é de apenas −2,0 megapascal. Valores calculados para a resistência à tensão da água são muito altos: entre 130 e 150 megapascal, ou possivelmente tão altos quanto 1.500 megapascal!

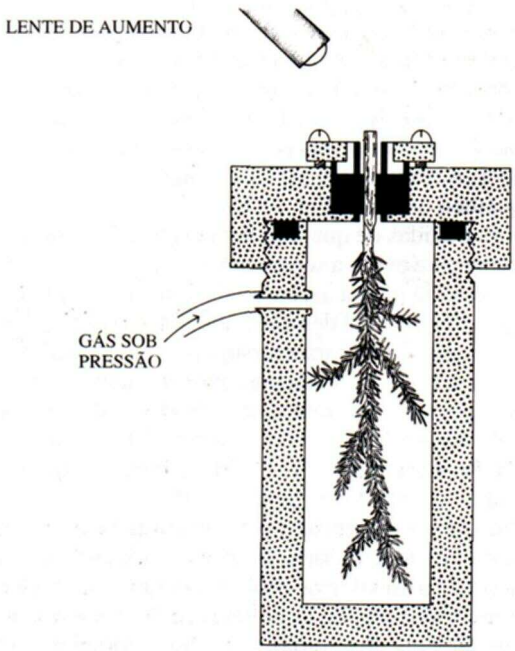
De que modo a teoria da coesão e tensão pode ser testada? Uma maneira direta de testar esta teoria é pela medição da tensão da água dentro do xilema. Quando um ramo da árvore é cortado durante a transpiração, as colunas de água nos vasos retrocedem abruptamente abaixo das superfícies cortadas. Colocando este galho numa câmara de pressão, como demonstrado na Fig. 28.9, é possível aplicar uma pressão nas folhas até que a superfície curva da coluna de água apareça na superfície cortada no ramo. A magnitude da pressão necessária para o retorno da água à su-



28.7
(a) *Um sistema físico simples que demonstra a teoria da tensão e coesão. Um pote de argila é preenchido com água e fixado na extremidade de um tubo de vidro longo e fino, também preenchido com água. Este tubo é colocado com sua extremidade inferior dentro de um volume de mercúrio contido em um béquer. À medida que a água evapora pelos poros do pote, ela é reposta pela água "puxada" através do tubo numa coluna contínua. Quando a água sobe, o mercúrio ascende pelo tubo para substituí-la.* (b) *A transpiração das folhas resulta em perda de água suficiente, de modo a criar uma pressão negativa similar.*



28.8
(a) *Representação gráfica mostrando pares de pontuações entre dois traqueídeos adjacentes, um dos quais apresenta embolia (está cheio de ar) e portanto não funciona.* (b) *Detalhe de uma placa de perfuração. O pequeno tamanho das pontuações auxiliam evitando que o ar se espalhe entre os elementos traqueais. O diagrama da placa de perfuração feito aqui não possui toros, o espessamento central impermeável das placas de perfuração típico de coníferas e encontrado nas placas de perfuração entre elementos de vasos de algumas dicotiledôneas.*



28.9
Medição da tensão da água no xilema. Um ramo, cuja tensão do xilema o pesquisador deseja medir, é cortado e colocado numa "bomba de pressão". Quando o ramo é cortado, parte da seiva do xilema — que se encontrava sob tensão antes de o ramo ser cortado — volta para o interior do xilema abaixo da superfície seccionada. Eleva-se a pressão na bomba até a seiva emergir da extremidade cortada do ramo. Se assumirmos que uma pressão equivalente é necessária para forçar a seiva na mesma direção, a pressão positiva necessária para forçar a saída da seiva é, teoricamente, equivalente à tensão que existe no ramo antes de ser cortado.

perfície cortada é aproximadamente igual à tensão existente anteriormente à excisão do galho. Resultados obtidos por este método são totalmente compatíveis com as predições da teoria da coesão e tensão.

Um segundo grupo de dados que está de acordo com a teoria da coesão e tensão indica que o movimento da água começa no ápice da árvore. A velocidade do fluxo da seiva nas várias partes da árvore tem sido medida por um método engenhoso envolvendo um pequeno aquecedor que aquece os vasos do xilema por poucos segundos e um termômetro sensível para detectar o momento no qual a seiva bruta passa por um ponto específico (Fig. 28.10). Como demonstrado no gráfico, de manhã a seiva começa a se movimentar primeiro nos ramos, pois a tensão surge próximo às folhas, e a seguir no tronco. De tarde, o fluxo diminui primeiro nos ramos e depois no tronco. Árvores com vasos largos (200 a 400 micrômetros de diâmetro) mostram picos de velocidade ao meio-dia de 16 a 45 metros por hora, enquanto aquelas com vasos menores (50 a 150 micrômetros de diâmetro) têm menores velocidades ao meio-dia, na faixa de 1 a 6 metros por hora.

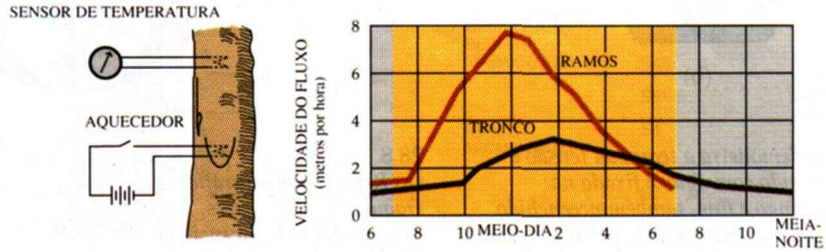
Um terceiro grupo de dados vem de medidas das pequenas variações no diâmetro do tronco das árvores (Fig. 28.11). A retração do tronco é interpretada por alguns pesquisadores como decorrente de pressões negativas nas passagens de água pelo xilema. Supõe-se que as moléculas de água aderidas às paredes dos vasos puxariam estas paredes para dentro. Quando a transpiração começa pela manhã, primeiro a parte superior do tronco se contrai, à medida que a água é puxada para fora do xilema antes de ser reposta pelas raízes, e a seguir a parte inferior se contrai. No final do dia, à medida que a transpiração diminui, a parte superior do tronco se expande antes que a parte inferior o faça. Existem evidências de que as variações no diâmetro do tronco são devidas em parte ou totalmente à contração ou à expansão dos tecidos da casca, pois a água se movimenta lateralmente para dentro e para fora do xilema nas respostas a mudanças de pressões no xilema.

Note que a energia para a evaporação das moléculas de água — e para o movimento de água e nutrientes inorgânicos através da planta — não é proveniente da planta mas diretamente do sol. Observe também que o movimento é possível devido à extraordinária propriedade de coesão e adesão da água, para a qual a planta é tão especificamente adaptada.

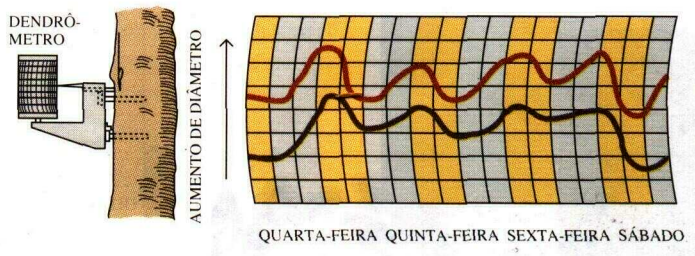
A teoria da coesão e tensão é muitas vezes chamada de teoria da "transpiração-tração". Isto não é correto, pois a "transpiração-tração" implicaria que a transpiração é essencial para o movimento da água nas folhas. Apesar de a transpiração aumentar a taxa com que a água se movimenta, qualquer uso da água pelas folhas produz forças que causam seu movimento em direção das folhas.

ABSORÇÃO DA ÁGUA PELAS RAÍZES

O sistema radicular serve para fixar a planta no solo e, acima de tudo, suprir a grande necessidade de água pelas folhas resultante da transpiração. A maior parte da água que a planta absorve do solo penetra através das partes mais jovens da raiz (ver Cap. 22). A absorção ocorre diretamente através da epiderme das raízes



28.10
Um método para medir a velocidade do fluxo da seiva. Um pequeno aquecedor é introduzido no xilema aquecendo a seiva ascendente por poucos segundos. Um sensor de calor é colocado pouco acima do aquecedor e marca a passagem da onda de calor. Um pesquisador marca os intervalos entre estes dois eventos. Como mostrado no gráfico, de manhã a seiva começa a aumentar sua velocidade de fluxo primeiro nos ramos e depois no tronco. À noite, a velocidade diminui primeiro nos ramos e a seguir no tronco.



28.11
Um dendrômetro (esquerda) marca as pequenas flutuações diárias no diâmetro de um tronco de árvore em duas alturas diferentes. Como demonstrado no gráfico, de manhã um leve encolhimento ocorre no ponto mais alto antes de ocorrer no ponto mais baixo. Estes dados sugerem que a transpiração das folhas "puxa" a água para fora do tronco antes de ser reposta pelas raízes. As faixas sombreadas indicam o período da noite.

mais jovens. Os pêlos radiculares, localizados vários milímetros acima da ponta da raiz, propiciam uma enorme superfície de absorção (Fig. 28.12; Quadro 28.2). A partir dos pêlos radiculares, a água se movimenta através do córtex (as camadas mais externas que se diferenciam em uma exoderme), através da endoderme (a camada mais interna de células corticais) e na direção do cilindro vascular. Uma vez nos elementos condutores do xilema, a água sobe através da raiz e do caule para as folhas, das quais a maior parte da água é perdida para a atmosfera pela transpiração. Assim, a via solo-planta-atmosfera pode ser vista como um *continuum* do movimento da água.

O caminho percorrido pela água através da raiz depende em grande parte do grau de diferenciação dos vários tecidos que formam a raiz. Em cada tecido, a água pode seguir um ou mais dos três caminhos possíveis: (1) **apoplástico** (via paredes celulares), (2) **simplástico** (de protoplasto para protoplasto via plasmodesmas) e/ou (3) **transcelular** (de célula para célula, passando de um vacúolo para outro) (Fig. 28.13). Por exemplo, em uma raiz sem exoderme, a água pode movimentar-se apoplasticamente até a endoderme. Na endoderme, contudo, a água é forçada a atravessar a membrana plasmática e protoplastos de células endodérmicas contíguas arranjadas compactamente devido à presença das estrias de Caspary, impermeáveis à água, nas paredes transversais e radiais dessas células (ver Cap. 22). Por outro lado, nas raízes com exoderme, as estrias de Caspary presentes em suas paredes transversais e radiais impedem o movimento apoplástico da água através desta camada celular. A água pode seguir ou pela via simplástica ou pela via transcelular através dessas raízes. Se, entretanto, as paredes tangenciais mais externas das células exodérmicas possuírem uma lamela de suberina, o movimento seria então limitado ao simplasto e o movimento da água através dessas raízes poderia ser inteiramente simplástico.

Quadro 28.2 *Densidade dos pêlos absorventes em três espécies de plantas*

Planta	Número de Pêlos Absorventes (cm^2 de superfície radicular)
Pinheiro (*Pinus taeda*)	217
Robinia pseudo-acacia	520
Centeio (*Secale cereale*)	2.500

De J.F. Ferry, *Fundamentals of Plant Physiology*, Macmillan Publishing Company, New York, 1959.

Pressão Positiva da Raiz e Gutação

A força motriz que garante o movimento da água através da raiz é a diferença no potencial hídrico entre a solução do solo na superfície da raiz e os fluidos do xilema (a seiva bruta). Quando a transpiração é muito lenta ou ausente, como durante a noite, o gradiente de potencial hídrico é mantido pela secreção de íons no xilema. Devido ao tecido vascular ser circundado pela endoderme, os íons não tendem a sair do xilema. Entretanto, o potencial hídrico do xilema torna-se mais negativo, e a água penetra no xilema por osmose através das células que o rodeiam. Desta maneira, uma pressão positiva da raiz é criada, e força tanto a água como íons em solução a seguirem pelo xilema (Fig. 28.14).

Gotículas de água, semelhantes ao orvalho, na superfície da grama e em outras folhas de manhã cedo demonstram o efeito da pressão da raiz (Fig. 28.15). Estas gotículas não são de orvalho — ou seja, resultantes da condensação da água presente no ar — mas provêm do interior da folha por um processo conhecido como **gutação** (do latim *gutta*, que significa gota). Elas exsudam através da abertura — geralmente estômatos que perderam a sua capacidade de abertura e fechamento — chamadas de hidatódios, que ocorrem nas pontas e margens das folhas (Fig. 28.16). A água, na gutação, é literalmente forçada a sair das folhas pela pressão positiva da raiz.

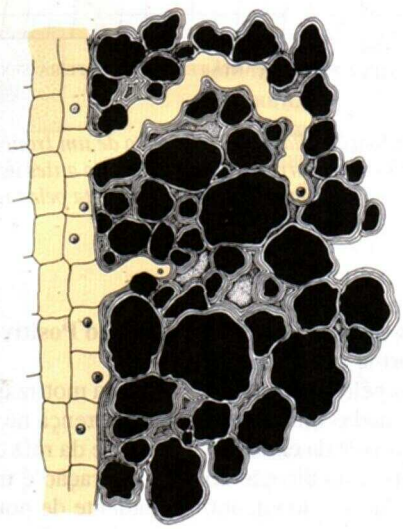
A pressão radicular é menos eficiente durante o dia, quando o movimento da água através da planta é o mais rápido, e a pressão nunca se torna alta o suficiente para forçar a água até o ápice de uma grande árvore. Além disso, muitas plantas, incluindo coníferas como os pinheiros, não desenvolvem pressão positiva da raiz. Por conseguinte, a pressão positiva da raiz pode talvez ser considerada como uma conseqüência do mecanismo de bombeamento de íons para dentro do xilema e como um meio secundário para movimentar água para o eixo caulinar sob condições especiais.

Absorção Passiva da Água

Durante períodos de elevadas taxas de transpiração, os íons acumulados no xilema da raiz são transportados pela **corrente transpiratória**, e a quantidade de movimento osmótico através da endoderme diminui. Nesses momentos, as raízes tornam-se superfícies de absorção passiva através das quais a água é puxada pelo volume de fluxo gerado pela transpiração nos ramos caulinares. Alguns pesquisadores acreditam que quase toda a água absorvida pelas raízes das plantas transpirando ocorre dessa maneira passiva.

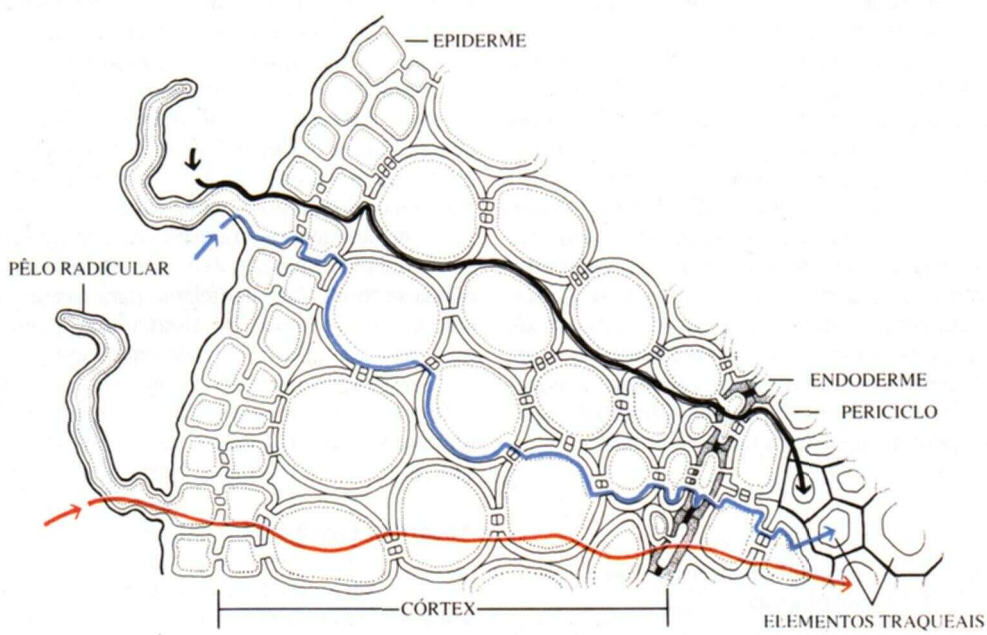
Durante os períodos de rápida transpiração, a água pode ser retirada do solo na região próxima aos pêlos radiculares tão

(a)

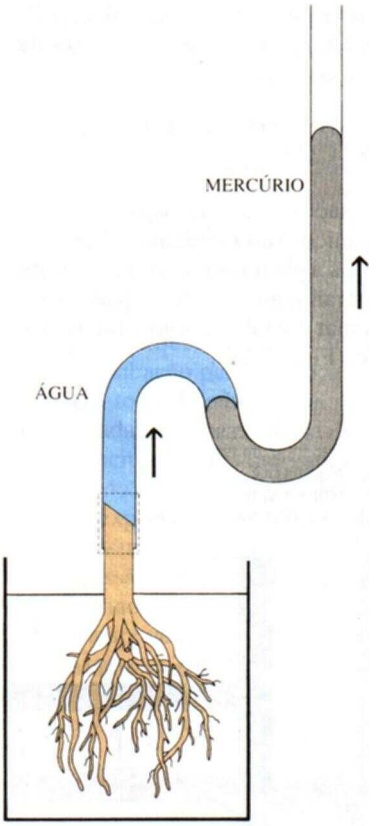


(b)

28.12
(a) *Raiz primária de uma plântula de rabanete* (Raphanus sativus), *mostrando os pêlos radiculares. (b) Pêlos radiculares circundados por partículas de solo; cada partícula está recoberta por uma camada de moléculas de água.*



28.13
Possíveis caminhos para o movimento da água a partir do solo, através da epiderme e córtex, e nos elementos traqueais, ou elementos condutores de água, da raiz: rota apoplástica (linha preta), simplástica (linha azul) e transcelular (linha vermelha). A raiz esquematizada aqui não apresenta exoderme (uma camada de células subepidérmicas com estrias de Caspary). Observe que a água seguindo uma via apoplástica é forçada, pelas estrias de Caspary das células endodérmicas, a atravessar a membrana plasmática e protoplastos das células endodérmicas no seu caminho para o xilema. Tendo cruzado a membrana plasmática, a água pode novamente entrar na via apoplástica e seguir este caminho até o lúmen dos elementos traqueais. Íons inorgânicos são absorvidos ativamente pelas células epidérmicas e então seguem a via simplástica através do córtex para as células parenquimáticas, das quais poderão ser secretados nos elementos traqueais.



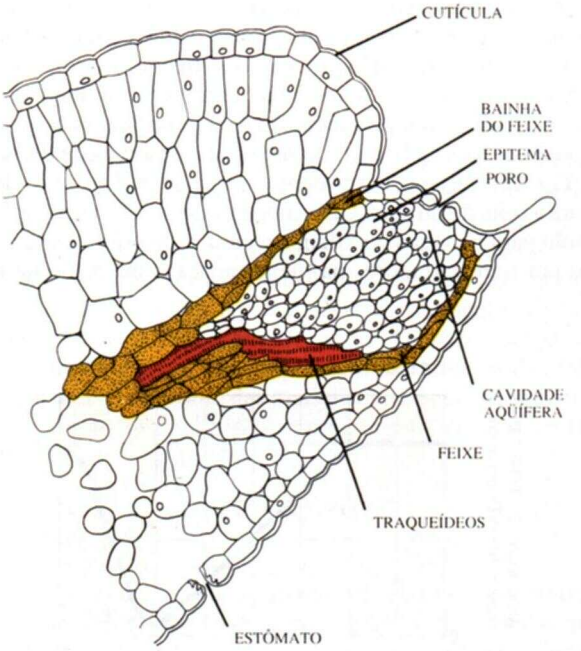
28.14
Demonstração da pressão positiva da raiz em uma planta cortada. A absorção da água pelas raízes da planta acarreta a ascensão do mercúrio na coluna. Pressões de 0,3 a 0,5 megapascal têm sido demonstradas por este método.

28.15
Gotículas de gutação nas margens de uma folha de Achemilla vulgaris *também demonstram a presença da pressão da raiz. Estas gotículas não são a condensação do vapor d'água do ar circundante; ao contrário, elas são forçadas a sair da folha através da abertura de estruturas chamadas de hidatódios nas pontas e nas margens da folha (ver Fig. 28.16).*

rapidamente que a água neste local torna-se escassa; deste modo, esta seria então deslocada de regiões mais distantes em direção aos pêlos radiculares através de finos poros no solo. Em geral, as raízes entram em contato com esta água adicional pelo crescimento, apesar de as raízes não crescerem no solo seco. Por exemplo, sob condições normais, raízes de macieiras crescem em média de 3 a 9 milímetros por dia, raízes de gramíneas de pradarias podem crescer mais que 13 milímetros por dia, e raízes principais de plantas de milho, em média, de 52 a 63 milímetros por dia. Os resultados de um crescimento tão rápido podem ser excepcionais: uma planta de centeio (*Secale cereale*) de quatro meses possui mais de 10.000 quilômetros de raízes e vários bilhões de pêlos radiculares.

ABSORÇÃO DE NUTRIENTES INORGÂNICOS

A absorção de íons inorgânicos ocorre pela epiderme das raízes mais novas. Evidências atuais sugerem que a maior via seguida pelos íons da epiderme para a endoderme da raiz é simplástica. A absorção de íons pela via simplástica começa na membrana plasmática das células epidérmicas. Os íons então se deslocam dos protoplastos das células epidérmicas para a primeira camada de células corticais (possivelmente uma exoderme) através dos plasmodesmas nas paredes celulares epidérmico-corticais (ver Fig. 28.13). O movimento radial de íons continua no simplasto cortical — de protoplasto para protoplasto via plasmodesmas —



28.16
Secção longitudinal de um hidatódio da folha de Saxifraga lingulata. *O hidatódio consiste em feixes terminais de traqueídeos da bainha, parênquima de paredes delgadas (o epitema) com numerosos espaços intercelulares, e poros epidérmicos. Os traqueídeos estão em contato direto com o epitema. Os poros epidérmicos são comumente estômatos que perderam a capacidade de abertura e fechamento.*

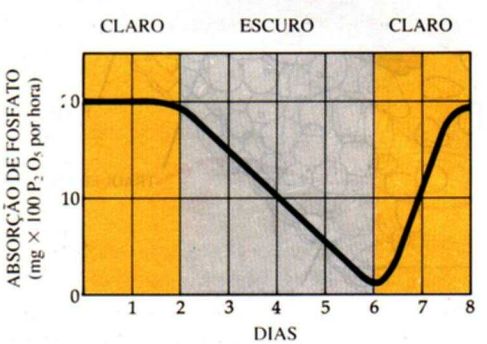
através da endoderme para as células parenquimáticas do cilindro vascular por difusão, provavelmente auxiliado pela corrente citoplasmática dentro de cada célula.

A absorção de nutrientes do solo pela maioria das plantas com sementes é bastante favorecida pela ocorrência natural de fungos micorrízicos associados aos sistemas radiculares das plantas (ver Cap. 12). As micorrizas são especialmente importantes na absorção e transferência de fósforo, mas também o aumento na absorção de zinco, magnésio e cobre tem sido demonstrado. Estes nutrientes são relativamente imóveis no solo, e o esgotamento desses nutrientes ocorre rapidamente nas regiões próximas à raiz e aos pêlos radiculares. A rede de hifas das micorrizas se estende vários centímetros além das raízes colonizadas, portanto explorando um grande volume de solo mais eficientemente.

De que maneira os íons penetram nos vasos maduros (ou traqueídeos) do xilema a partir das células parenquimáticas do cilindro vascular tem sido objeto de discussões consideráveis. Primeiro foi sugerido que os íons escoariam passivamente das células do parênquima para os vasos, mas existem agora evidências substanciais de que os íons também são secretados diretamente das células do parênquima para os vasos ou indiretamente via canais apoplásticos que se estendem das células do parênquima para os vasos.

A composição mineral das células do sistema radicular é muito diferente daquela do meio no qual a planta cresce. Por exemplo, em um estudo, células de raízes de ervilha (*Pisum sativum*) tinham uma concentração de íons K^+ 75 vezes maior do que a da solução nutritiva. Outro estudo demonstrou que vacúolos de células de nabo (*Brassica napus* var. *napobrassica*) continham 10 mil vezes mais potássio do que a solução externa.

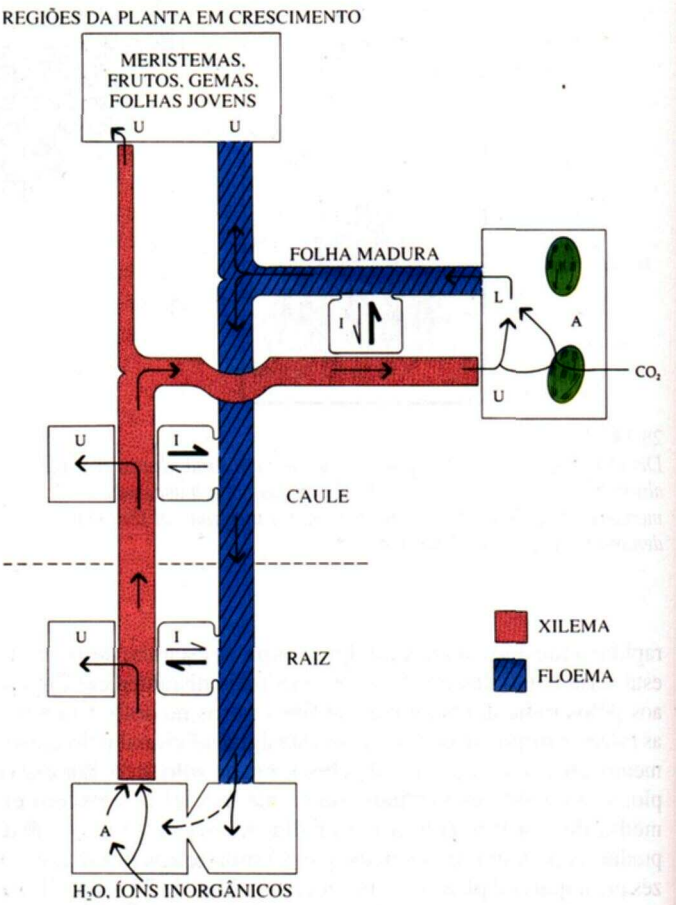
Uma vez que as substâncias não se difundem contra um gradiente de concentração, é claro que minerais são absorvidos por **transporte ativo** (ver Cap. 4). Na verdade, a absorção de minerais é conhecida por ser um processo que requer energia. Por exemplo, se as raízes estão privadas de oxigênio, ou sofrendo uma redução da respiração, a absorção de minerais é drasticamente reduzida. Se a planta também é privada de luz, isto cessará a absorção de sais após o esgotamento das reservas de carboidratos (Fig. 28.17), e posteriormente os íons serão liberados de volta para a solução do solo. Conseqüentemente, o transporte de íons do solo para os vasos do xilema necessita de dois eventos mediados por transportadores na membrana: (1) absorção na membrana plasmática de células epidérmicas, (2) secreção para dentro dos vasos na região da membrana plasmática das células do parênquima adjacentes aos vasos.



28.17
A taxa de absorção de fosfato (quantificado como P_2O_5; ver Cap. 23) em plantas de milho (Zea mays) *cai próximo a zero após quatro dias de escuro contínuo. A taxa começou a elevar-se quando as plantas voltaram a ser iluminadas. Estes e outros dados indicam que a absorção de íons minerais é um processo que requer energia.*

TRANSPORTE DE NUTRIENTES INORGÂNICOS

Uma vez secretados dentro dos vasos do xilema (ou traqueídeos), os íons inorgânicos são rapidamente transportados ascendentemente e por toda a planta pela corrente transpiratória. Alguns íons se movem lateralmente do xilema para os tecidos adjacentes do sistema radicular e caulinar, enquanto outros são transportados para as folhas (Fig. 28.18).

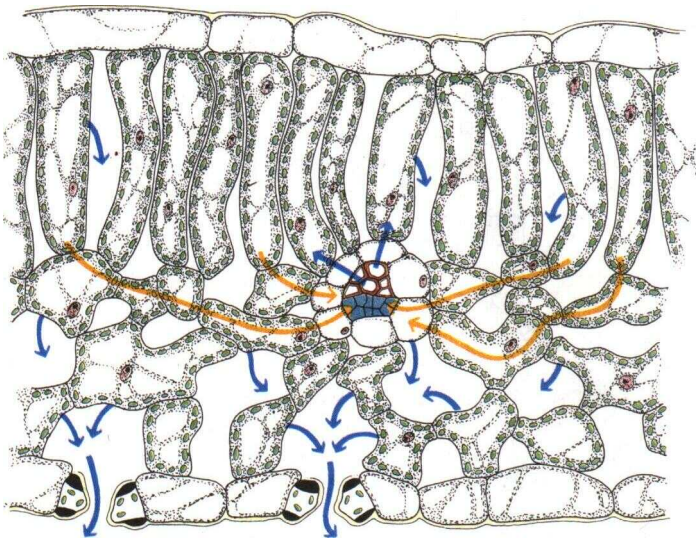


28.18
Representação esquemática mostrando os elementos básicos na circulação de água, íons inorgânicos e assimilados na planta. Água e íons inorgânicos absorvidos pela raiz deslocam-se ascendentemente pelo xilema na corrente transpiratória. Alguns se deslocam lateralmente para os tecidos do sistema radicular e caulinar, enquanto outros são transportados para as partes em crescimento da planta. Nas folhas, quantidades substanciais de água e íons inorgânicos são transferidos para o floema e são exportados com a sacarose na corrente dos assimilados. As partes em crescimento das plantas, que são relativamente ineficazes em obter água através da transpiração, recebem a maior parte de seus nutrientes e água via floema. Tanto a água como os solutos que chegam à raiz via floema podem ser transferidos para o xilema e recirculam na corrente transpiratória. O símbolo A indica os locais especializados na absorção e assimilação de matéria-prima do ambiente. L e U indicam os locais de carregamento e descarregamento, respectivamente, e I indica os pontos principais de intercâmbio entre o xilema e o floema.

Sabe-se muito menos a respeito dos caminhos seguidos pelos íons nas folhas do que a respeito dos caminhos seguidos por eles nas raízes. Dentro da folha, os íons são transportados juntamente com a água no apoplasto da folha, ou seja, nas paredes celulares. Alguns íons podem permanecer na corrente transpiratória e alcançar as principais regiões de perda de água — os estômatos e outras células epidérmicas. Mas eventualmente entram nos protoplastos das células da folha por mecanismos de transporte mediado por transportadores semelhantes àqueles nas raízes. Os íons devem então deslocar-se simplasticamente de outras partes da folha, incluindo o floema. Íons orgânicos podem também ser absorvidos em pequenas quantidades através das folhas; por esta razão, a adubação pela aplicação direta de micronutrientes na folhagem tornou-se hábito na prática agrícola para muitas plantas cultivadas.

Quantidades substanciais de íons inorgânicos que são trazidos para a folha através do xilema são trocadas com o floema nas nervuras das folhas e exportadas das folhas junto com a sacarose na corrente dos assimilados, ou de translocação (Fig. 28.18, ver também a discussão sobre translocação a seguir). Por exemplo, no tremoço branco (*Lupinus albus*), planta anual, o transporte no floema corresponde a mais de 80% do fluxo vascular de nitrogênio e enxofre, e 70 a 80% do fluxo de fósforo, potássio, magnésio e zinco. A absorção de tais íons inorgânicos pelos frutos em desenvolvimento é sem dúvida acoplada ao fluxo de sacarose no floema.

A recirculação pode ocorrer na planta, pois os nutrientes que atingem as raízes pela corrente de assimilados descendente do floema são transferidos para a corrente transpiratória ascendente do xilema (Fig. 28.18). Somente aqueles íons que podem se mover no floema — *íons móveis do floema* — podem ser exportados das folhas para qualquer distância. Por exemplo, K^+, Cl^- e HPO_4^{2-} são prontamente exportados das folhas, enquanto o Ca^{2+} não é. Solutos como o cálcio são chamados de *íons imóveis do floema*.



28.19
Representação esquemática da folha mostrando os caminhos seguidos pelas moléculas de água da corrente transpiratória, a partir do xilema de uma nervura menor para as células mesofíticas, a evaporação da superfície das paredes celulares do mesófilo e a difusão para fora da folha através da abertura dos estômatos (setas azuis).

Também são mostradas as vias seguidas pelas moléculas de açúcar fabricadas durante a fotossíntese, deslocando-se das células mesofíticas para o floema da mesma nervura e entrando na corrente dos assimilados. Acredita-se que as moléculas de açúcar fabricadas nas células do parênquima paliçádico deslocam-se para as células do parênquima esponjoso e são então transportadas lateralmente para o floema via células esponjosas (setas amarelas) para os locais onde serão utilizadas, tais como ápices caulinares e radiculares em crescimento (ver Fig. 28.18).

Translocação: O Movimento de Substâncias Através do Floema

Como discutido nos Caps. 21 ao 23, o xilema e o floema juntos formam um sistema vascular contínuo que penetra praticamente por todas as partes da planta. Enquanto a água e os solutos inorgânicos ascendem na planta pela corrente transpiratória do xilema, os açúcares fabricados durante a fotossíntese deslocam-se da folha pela **corrente dos assimilados** do floema (Fig. 28.19) para regiões onde são utilizados com os ápices caulinares e radiculares, e para regiões de armazenamento como frutos, sementes e parênquima de armazenamento de caules e raízes (Fig. 28.18).

O movimento dos assimilados segue um padrão fonte-dreno. As principais **fontes** de solutos assimilados são as folhas fotossintetizantes, mas tecidos de armazenamento também servem como fontes importantes. Todas as regiões da planta incapazes de produzir suas próprias necessidades nutricionais podem atuar como **drenos**, ou seja, importadores de assimilados. Deste modo, tecidos de armazenamento atuam como drenos quando estão importando assimilados e como fonte quando estão exportando assimilados.

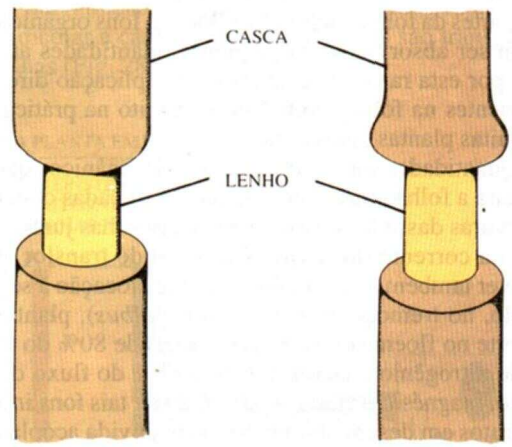
Relações fonte-dreno podem ser relativamente simples e diretas, como em algumas plântulas jovens, onde os cotilédones contendo reservas nutricionais freqüentemente representam a principal fonte e as raízes em crescimento representam o principal dreno. Nas plantas mais velhas, as folhas superiores, aquelas formadas mais recentemente, comumente exportam assimilados principalmente em direção ao ápice caulinar, as folhas inferiores exportam assimilados principalmente para as raízes, e as folhas medianas exportam assimilados em ambas as direções (Fig. 28.20a). Este padrão de distribuição dos assimilados é acentuadamente alterado durante a passagem do crescimento vegetativo para o reprodutivo. Frutos em desenvolvimento são drenos altamente competitivos que monopolizam assimilados das folhas mais próximas, bem como das mais distantes, causando com freqüência um forte declínio do crescimento vegetativo (Fig. 28.20b).

EVIDÊNCIAS DO TRANSPORTE DE AÇÚCAR NO FLOEMA

As primeiras evidências indicando o papel do floema no transporte de assimilados veio de observações de árvores das quais um anel completo da casca havia sido removido. Como observado no Cap. 24, a casca nos caules maduros é composta principalmente de floema. Quando uma árvore fotossintetizante tem um anel removido de sua casca, ou é "anelada", a casca acima do anel torna-se dilatada, indicando a formação de novos tecidos lenhosos e da casca estimulados pelo acúmulo de assimilados deslocando-se para baixo no floema vindo das folhas fotossintetizantes (Fig. 28.21).

(a) (b)

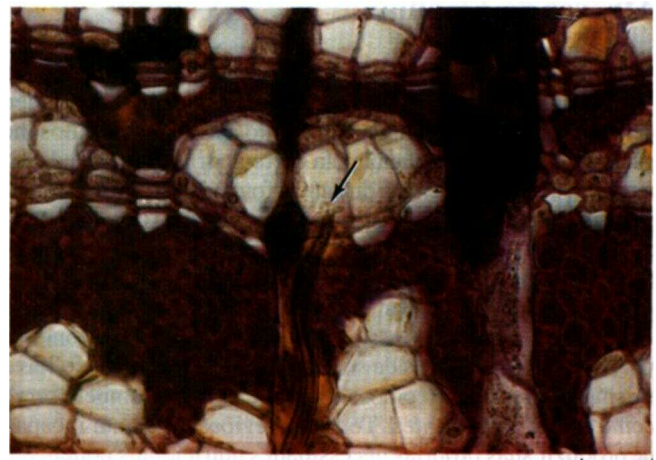
28.20
Representação esquemática de uma planta (a) *no estágio vegetativo e* (b) *estágio de frutificação. As setas indicam a direção do transporte de assimilados em cada estágio.*



(a) (b)

28.21
No início do século 17, o italiano Marcelo Malpighi observou que quando um anel da casca era removido do caule (a) *os tecidos acima do anel se dilatavam* (b). *Ele interpretou corretamente este fenômeno como um novo crescimento dos tecidos do lenho e da casca estimulados pelo acúmulo de nutrientes vindos das folhas e interceptados pelo anel. Malpighi estudou o efeito do anelamento nas diferentes estações do ano e descobriu que nenhum inchaço ocorria durante os meses de inverno.*

(a)



(b)

28.22
(a) *Afídio* (Longistigma caryae) *alimentando-se no caule da tília* (Tilia americana). *Uma gotícula de "secreção açucarada" pode ser vista emergindo do afídio.* (b) *Uma fotomicrografia mostrando parte do aparelho bucal modificado (estiletes) do afídio no tubo crivado do floema secundário do caule da tília. Uma seta indica as pontas dos estiletes.*

Muitas evidências contundentes do papel do floema no transporte de assimilados têm sido obtidas com marcadores radioativos. Experimentos com assimilados radioativos (como a sacarose marcada com ^{14}C) não têm só confirmado o movimento de tais substâncias no floema mas têm também demonstrado conclusivamente que os açúcares são transportados nos tubos crivados (ver Cap. 20).

AFÍDIOS NO ESTUDO DO FLOEMA

Muitas das informações disponíveis sobre o movimento de substâncias no floema resultaram de estudos utilizando afídios — pequenos insetos que sugam a seiva das plantas. A maioria das espécies de afídios se alimenta da seiva do floema. Estes afídios inserem suas estruturas bucais modificadas, ou estiletes, no caule e nas folhas, introduzindo-as até as pontas dos estiletes perfurarem um tubo crivado (Fig. 28.22). A pressão de turgor do tubo crivado força então a seiva pelo trato digestivo do afídio, que sai através de sua extremidade posterior como gotículas de uma "secreção açucarada". Se os afídios, durante sua alimentação, forem anestesiados (para evitar que eles retirem seus estiletes dos tubos crivados) e separados dos seus estiletes, a exsudação da seiva do tubo crivado pelos estiletes cortados continua freqüentemente por muitas horas. O exsudato pode ser coletado com uma micropipeta. Análises dos exsudatos obtidos por este método revelaram que a seiva do tubo crivado contém de 10 a 25% de matéria seca, e 90% ou mais dela é açúcar — *principalmente sacarose* na maioria das plantas. Baixas concentrações (menos de 1%) de aminoácidos e outros compostos nitrogenados também estão presentes.

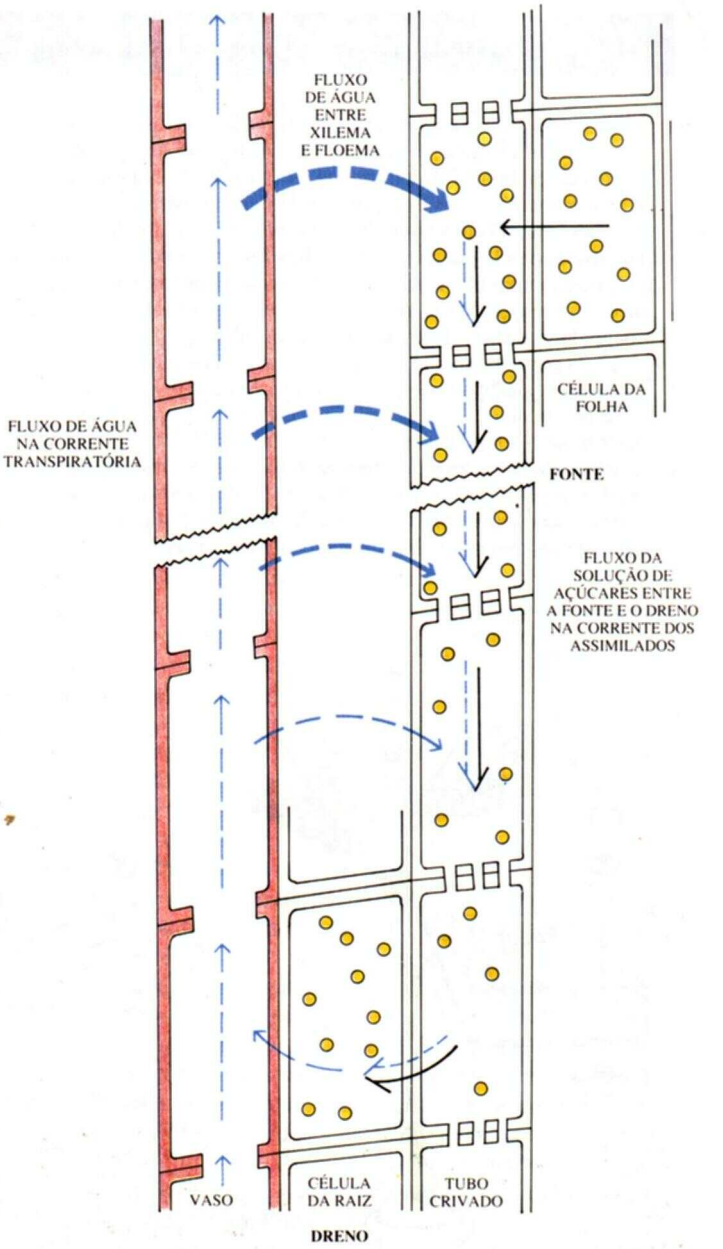
Dados obtidos de estudos realizados utilizando afídios e marcadores radioativos indicam que as velocidades do movimento de assimilados no floema são relativamente rápidas. Por exemplo, a seiva do tubo crivado desloca-se a uma velocidade em torno de 100 centímetros por hora nos locais onde houve a inserção dos estiletes.

O MECANISMO DE TRANSPORTE DO FLOEMA: FLUXO DE MASSA

Vários mecanismos têm sido propostos para explicar o transporte de assimilados nos tubos crivados do floema. Provavelmente a primeira explicação foi a difusão, seguida pela corrente citoplasmática. A difusão normal e a corrente citoplasmática encontradas nas células vegetais foram abandonadas como possíveis mecanismos de translocação quando se tornou conhecido que as velocidades do transporte de assimilados (tipicamente 50 a 100 centímetros por hora) são muito grandes para que estes fenômenos possam contribuir para o transporte de longa distância via tubos crivados.

Hipóteses alternativas têm sido propostas para explicar o mecanismo de transporte no floema, mas somente uma, a hipótese do fluxo de massa, esclareceu de maneira satisfatória praticamente todos os dados obtidos nos estudos experimentais e estruturais sobre o floema.

Proposta originalmente em 1927 pelo fisiologista vegetal alemão Ernst Münch, e depois modificada, a **hipótese do fluxo de massa** é a explicação mais simples e a mais amplamente aceita para o transporte a longa distância dos assimilados nos tubos crivados. Esta é a explicação mais simples, pois depende apenas da osmose como força motriz para o transporte de assimilados.



28.23
Representação gráfica do mecanismo do fluxo de massa, originado osmoticamente. Os pontos amarelos representam as moléculas de açúcar. O açúcar é carregado ativamente na fonte para dentro do tubo crivado. Com o aumento da concentração de açúcar o potencial hídrico diminui, e a água do xilema penetra nos tubos crivados por osmose. O açúcar é removido (descarregado) no dreno, e a concentração de açúcar diminui; como resultado, o potencial hídrico aumenta e há a saída de água dos tubos crivados. Com o deslocamento da água para dentro dos tubos crivados na fonte e para fora deles nos drenos, as moléculas de açúcar são transportadas passivamente ao longo de um gradiente de concentração entre a fonte e o dreno. Observe que o tubo crivado, entre a fonte e o dreno, está delimitado por uma membrana com permeabilidade seletiva, a membrana plasmática. Conseqüentemente, a água entra e sai do tubo crivado não só na fonte e no dreno, mas ao longo de toda a via. Evidências indicam que poucas ou nenhuma das moléculas de água que originalmente entraram no tubo crivado na região da fonte permanecem até a região do dreno, devido a trocas com outras moléculas de água que penetram no tubo crivado vindas do apoplasto do floema ao longo da via.

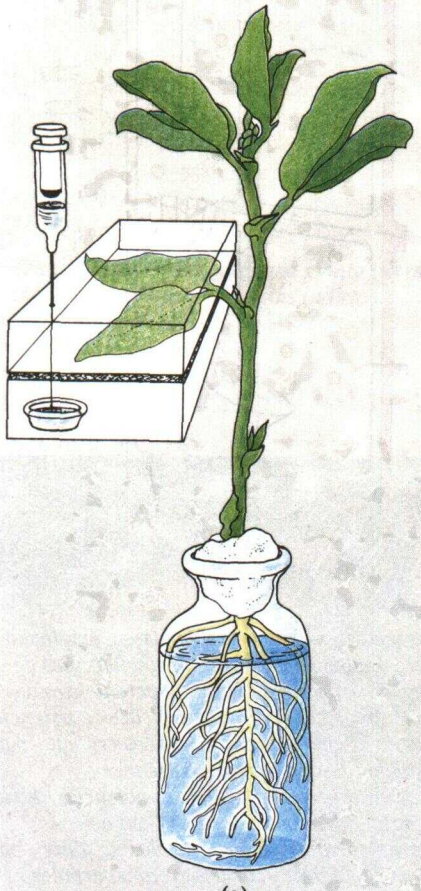
Marcadores Radioativos e Auto-radiografia na Pesquisa Vegetal

Marcadores radioativos podem ser utilizados de várias maneiras para estudar a síntese, o transporte e a utilização de materiais dentro das plantas. Primeiramente, em qualquer pesquisa que utilize marcadores, os isótopos radioativos devem ser incorporados na planta. O carbono radioativo, por exemplo, pode ser incorporado pela planta se suas folhas forem expostas ao dióxido de carbono marcado com ^{14}C, ou o fósforo radioativo pode ser incorporado pela planta se as raízes forem expostas a uma solução contendo íons de fósforo marcados com ^{32}P.

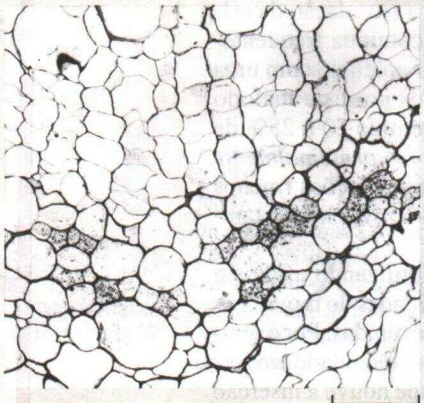
O período em que a planta deve ser exposta ao material radioativo é determinado pelas informações que os pesquisadores esperam obter. Por exemplo, nos estudos planejados para determinar o tempo necessário para o dióxido de carbono ser incorporado nos vários produtos da fotossíntese, uma seqüência de tempos de exposição é utilizada. Nos estudos enfocando a localização de um produto particular formado por processos metabólicos que envolvem substâncias radioativas, o período de exposição depende do tempo necessário para as reações químicas sob estudo ocorrerem.

Na auto-radiografia de planta inteira, a planta é rapidamente congelada e seca por congelamento após a exposição à substância radioativa. A planta é então esticada e pressionada contra uma folha de filme de raio X. A radiação liberada pelo isótopo impressiona o filme, indicando as regiões da planta onde os marcadores estão localizados. Pela comparação da planta com o filme, pesquisadores podem determinar a localização da substância radioativa na planta.

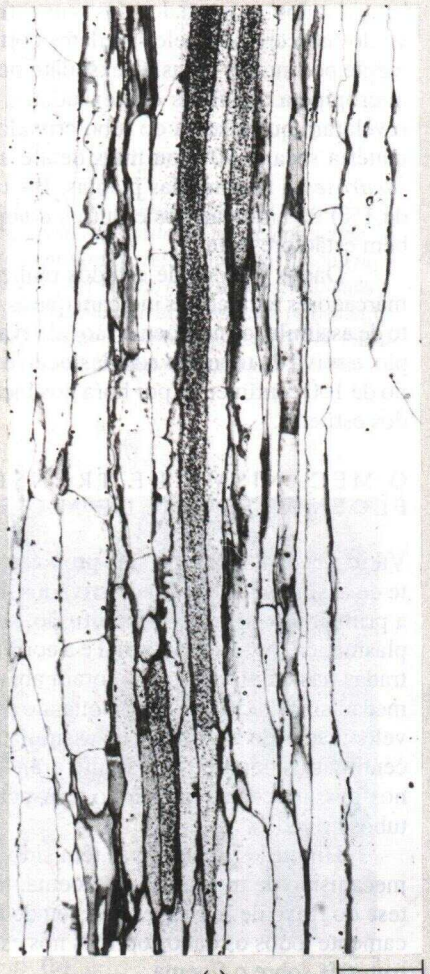
Na auto-radiografia de tecidos (microauto-radiografia), os tecidos vegetais secos por congelamento são embebidos em parafina, resina ou material similar. Em seguida, eles são cortados em secções muito finas, que são então colocadas em contato com uma emulsão fotográfica ou filme. A comparação, sob microscópio, do filme revelado e o corte de tecido subjacente revelam a exata localização da substância radioativa nos tecidos vegetais.



(a)



(b) 50 μm



(c) 50 μm

(a) *Dois folíolos de uma planta de fava* (Vicia faba) *foram colocados em uma caixa de* plexiglass *e expostos ao* $^{14}CO_2$ *e à luz por 35 minutos. Durante este período, o* $^{14}CO_2$ *foi incorporado aos açúcares e transportado para outras partes da planta. Uma secção transversal* (b) *e uma longitudinal* (c) *do caule foram colocadas em contato com o filme auto-radiográfico por 32 dias. Quando o filme foi revelado e comparado com os cortes de tecidos correspondentes, era aparente que a radioatividade (visível como grânulos escuros no filme) estava praticamente confinada nos tubos crivados.*

Numa breve explicação, a **hipótese do fluxo de massa** afirma que os assimilados são transportados das fontes para os drenos ao longo de um gradiente de pressão de turgor originado osmoticamente. Por exemplo, a sacarose produzida pela fotossíntese da folha é secretada ativamente nos tubos crivados das nervuras mais finas (Fig. 28.23). Este processo ativo, chamado **carregamento do floema**, diminui o potencial hídrico do tubo crivado e faz com que a água que entra na folha pela corrente transpiratória desloque-se para o tubo crivado por osmose. Com o movimento da água da fonte para o tubo crivado, a sacarose é transportada passivamente pela água até o dreno, por exemplo um tecido de crescimento ou um órgão subterrâneo de reserva, onde a sacarose é removida (*descarregada*) do tubo crivado. A saída da sacarose resulta em um aumento do potencial hídrico dentro do tubo crivado no dreno e no movimento subseqüente da água para fora do tubo crivado nesta região. A sacarose pode ser utilizada tanto no crescimento quanto na respiração ou ser armazenada no dreno, no entanto a maior parte da água retorna ao xilema e é recirculada na corrente transpiratória.

Note que a hipótese do fluxo de massa atribui aos tubos crivados num papel passivo no movimento da solução de açúcares através deles. O transporte ativo também está envolvido no mecanismo do fluxo de massa; entretanto, o transporte ativo não está envolvido diretamente com o transporte a longas distâncias através dos tubos crivados, mas principalmente com o carregamento e descarregamento de açúcares e outras substâncias para dentro e para fora dos tubos crivados nas fontes e nos drenos. Existem várias evidências que indicam que a força motriz para o acúmulo de sacarose (carga do floema) na fonte é proporcionada por uma bomba de prótons, que é suprida com ATP e mediada por uma ATPase na membrana plasmática, e envolve um sistema de co-transporte de sacarose e prótons (simporte) (ver Cap. 4). A energia metabólica necessária para o carregamento e o descarregamento pode ser fornecida inteiramente pelas células companheiras ou parenquimáticas, ao invés de preferencialmente pelos tubos crivados. Só recentemente foi assumido que o carregamento ocorria através da membrana plasmática da célula companheira, a qual transfere o açúcar para o seu tubo crivado associado via numerosas conexões plasmodesmáticas em suas paredes comuns. Atualmente parece, entretanto, que alguns tubos crivados são capazes de se autocarregar, sendo o sítio de transporte ativo sua própria membrana plasmática. Conforme o caso, o tubo crivado maduro provavelmente é dependente de sua célula companheira em muitas ou na maior parte de suas necessidades energéticas. Além disso, as células companheiras podem manter os tubos crivados enucleados (núcleo ausente) através da transferência de moléculas de informação.

O carregamento do floema é um processo seletivo. Como mencionado anteriormente, a sacarose é de longe o açúcar transportado mais comum; além do mais, todos os açúcares encontrados na seiva do tubo crivado são açúcares não-redutores. Certos aminoácidos e íons também são seletivamente carregados no floema.

Resumo

Nas plantas, aproximadamente 99% da água absorvida pelas raízes é perdida para a atmosfera como vapor d'água. Este processo é chamado de transpiração. A maioria da água perdida pela transpiração nas plantas vasculares é perdida através dos estômatos nas folhas.

A taxa de transpiração é afetada por fatores tais como a concentração de dióxido de carbono nos espaços intercelulares (e, em contraste, a exposição da folha ao dióxido de carbono atmosférico), luz, temperatura, umidade atmosférica, correntes de ar, disponibilidade de água no solo. Muitos desses fatores têm um efeito sobre as respostas dos estômatos. A abertura e o fechamento dos estômatos são controlados pelas variações no turgor das células-guarda, e estas variações no turgor estão muito correlacionadas com as mudanças no nível de íons potássio dentro das células-guarda. O ácido abscísico e a luz azul, como a vermelha, também atuam no movimento estomático. O estômato abre quando as células-guarda tornam-se túrgidas e fecha quando estas se tornam flácidas.

A absorção de água acontece principalmente através dos pêlos radiculares, que proporcionam uma enorme superfície de absorção da água. Em algumas plantas, a absorção de água no solo resulta na formação de uma pressão positiva, ou pressão radicular. Esta absorção osmótica depende do transporte de íons inorgânicos do solo para o xilema pelas células vivas da raiz e pode resultar na gutação, processo no qual a água líquida é forçada a sair através de estruturas especiais (hidatódios) nas pontas ou nas margens das folhas. A via seguida pela água através das raízes pode ser apoplástica, simplástica ou transcelular, contudo, o transporte apoplástico é bloqueado na endoderme pelas estrias de Caspary. A água deve passar através da membrana plasmática e do protoplasto das células endodérmicas no seu caminho para o xilema.

Das raízes, a água se desloca para as folhas através do xilema. Atualmente a teoria mais aceita sobre o movimento da água até o ápice das plantas altas através do xilema é a teoria da coesão e tensão. A água dentro dos vasos está sob tensão, pois as moléculas de água estão ligadas (devido à capacidade de coesão dessas moléculas) em colunas contínuas puxadas pela evaporação nas partes superiores das plantas. A água tem uma resistência à tração suficiente para resistir a esta tensão quando contida em vasos condutores de pequeno diâmetro. Outra evidência que sustenta esta teoria inclui observações de que a água no xilema está sob tensão, que o movimento da água nas árvores inicia-se nos ramos mais altos e que o diâmetro do tronco de uma árvore se reduz no início do movimento da água.

Nutrientes inorgânicos tornam-se disponíveis para as plantas na solução do solo na forma de íons. As plantas empregam energia metabólica para reunir os íons necessários. O transporte de íons do solo para os vasos do xilema requer dois eventos ativos, mediados por transportadores: absorção a partir da membrana plasmática das células epidérmicas e secreção para dentro dos vasos na membrana plasmática das células parenquimáticas adjacentes a eles. Íons inorgânicos seguem principalmente a via simplástica da epiderme para o xilema. A absorção de minerais do solo na maioria das plantas com sementes é intensificada por fungos micorrízicos.

Pesquisas sobre o movimento de substâncias no floema têm sido muito auxiliadas pelo uso de afídios e marcadores radioativos. A seiva dos tubos crivados contém açúcares (principalmente sacarose), pequenas quantidades de substâncias nitrogenadas e íons móveis do floema. As velocidades do movimento longitudinal de substâncias no floema excedem em muito a velocidade normal da difusão da sacarose na água — as velocidades estão na faixa de 50 a 100 centímetros por hora.

De acordo com a hipótese do fluxo de massa, assimilados deslocam-se das fontes para os drenos ao longo de gradientes de pressão de turgor gerados osmoticamente. Os açúcares são carregados ativamente nos tubos crivados na fonte e descarregados destes no dreno, resultando num fluxo em massa da solução no tubo crivado.

Sugestão Para Leituras Adicionais

Allen, Michael F.: *The Ecology of Mycorrhizae*, Cambridge University Press, New York, 1991.

Uma revisão valiosa de um tópico fascinante.

Baker, David A., and John L. Hall (eds.): *Solute Transport in Plant Cells and Tissues*, Longman Scientific & Technical, Harlow, Essex, England, and John Wiley & Sons, Inc., New York, 1988.

Este livro de muitos autores pretende introduzir o leitor nos processos envolvidos no transporte de solutos nas células e tecidos vegetais, fungos e algas, da maneira como estes processos são normalmente observados. Entre os tópicos abordados estão o transporte na membrana, movimentos dos íons através das raízes, transporte no floema e mecanismo de acúmulo de íons nas células-guarda.

Baker, David A., and John L. Hall (eds.): *Transport of Photoassimilates*, Longman Scientific & Technical, Harlow, Essex, England, and John Wiley & Sons, Inc., New York, 1989.

Um livro de muitos autores que objetiva apresentar a estudantes de graduação de nível avançado e a estudantes de pós-graduação conceitos mais aprofundados sobre o transporte de fotoassimilados nas plantas, começando com o transporte de fotoassimilados dentro das células fotossintéticas e terminando com a compartimentalização e distribuição dos fotoassimilados dentro da planta.

Bem, Robyn: *Everyone's Guide to Home Composting*, Van Nostrand Reinhold Company, New York, 1978.*

Um manual compreensível e de fácil leitura.

Bonnemain, Jean L., Serge Delrot, William J. Lucas, and Jack Dainty: *Recent Advances in Phloem Transport and Assimilate Compartmentation*, Quest Editions, Presses Académiques, Nantes Cedex, France, 1991.

Os anais da 4.ª Conferência Internacional sobre o Transporte no Floema, considerando aspectos estruturais, fisiológicos, bioquímicos e moleculares.

Brill, Winston J.: "Nitrogen Fixation: Basic to Applied," *American Scientist* 67:458-466, 1979.

Uma excelente revisão de um assunto complexo apresentada em um estilo de fácil compreensão e leitura.

Campbell, Stu: *The Gardener's Guide to Composting*, revised ed., Storey Publishing, Pownal, Vt., 1990.*

Uma apresentação concisa sobre tudo o quê você precisa saber sobre compostagem.

Campbell, Stu: *The Mulch Book: A Complete Guide for Gardeners*, Storey Publishing, Pownal, Vt., 1991.*

Uma apresentação concisa sobre tudo o quê você precisa saber sobre mulching.

Cronshaw, James, William J. Lucas, and Robert T. Giaquinta (eds.): *Phloem Transport*, Alan R. Liss, Inc., New York, 1986.

Os anais da 3.ª Conferência Internacional sobre o Transporte no Floema, considerando transporte de açúcares pela membrana, descarregamento do floema e o metabolismo do dreno, produção e alocação de fotoassimilados, e a relação entre distribuição de fotoassimilados e colheita.

Epstein, Emanuel: *Mineral Nutrition of Plants: Principles and Perspectives*, John Wiley & Sons, Inc., New York, 1972.

Uma ampla abordagem sobre nutrição mineral, bem escrita e ilustrada por um dos maiores estudiosos do assunto.

Gregory, P.J., J.V. Lake, and D.A. Rose (eds.): *Root Development and Function*, Society for Experimental Biology, Seminar Series 30, Press Syndicate of the University of Cambridge, Cambridge, England, 1987.

Um livro baseado em revisões considerando os efeitos do meio ambiente no desenvolvimento e funcionamento do sistema radicular nos quatro níveis de organização: célula, tecido, uma única planta, e a comunidade vegetal.

Gresshoff, Peter M. (ed.): *Molecular Biology of Symbiotic Nitrogen Fixation*, CRC Press, Boca Raton, Fla., 1990.

Um livro de vários autores resumindo o conhecimento atual, que está em rápida expansão. Apesar de ser dirigido aos estudiosos do campo da fixação de nitrogênio, também fornece embasamento para um curso de pós-graduação sobre este assunto.

Gresshoff, Peter M., L. Evans Roth, Gary Stacey, and William E. Newton: *Nitrogen Fixation: Achievements and Objectives*, Chapman and Hall, New York, 1990.

Uma compilação de artigos interessantíssimos sobre este campo de pesquisa bastante ativo, do 8.º Congresso Internacional sobre Fixação de Nitrogênio.

Harley, J.L.: *The Biology of Mycorrhiza*, Leonard Hill, London, 1969.

Um livro que engloba todos os principais aspectos de micorrizas.

Kramer, Paul J.: *Water Relations of Plants*, Academic Press, San Diego, Calif., 1983.

Um texto compreensível sobre todos os aspectos importantes das relações hídricas nas plantas.

Kramer, Paul J., and Theodore T. Kozlowski: *Physiology of Woody Plants*, Academic Press, New York, 1979.

Uma revisão muito bem escrita e compreensível do assunto.

Lewis, Owen A.M.: *Plants and Nitrogen*, Studies in Biology, No. 166, Edward Arnold Publishers, London, 1986.*

Uma introdução concisa da associação que existe entre plantas e nitrogênio. Aspectos ecológicos, fisiológicos e bioquímicos estão combinados para proporcionar uma visão geral sobre o nitrogênio na biosfera.

Lüttge, Ulrich, and Noe Higinbotham: *Transport in Plants*, Springer-Verlag, New York, 1979.

Uma revisão compreensível dos vários processos pelos quais as substâncias orgânicas e inorgânicas são transportadas nas plantas, do nível das organelas celulares ao movimento de longa distância nas plantas.

Marks, C.G., and T.T. Kozlowski (eds.): *Ectomycorrhizae: Their Ecology and Physiology*, Academic Press, New York, 1973.

Uma compilação de artigos de vários cientistas que trabalham com micorrizas.

Marschner, H.: *Mineral Nutrition of Higher Plants*, Academic Press, New York, 1986.

Uma visão compreensível sobre o assunto.

Martin, E. Stephen, Maria E. Donkin, and R. Andrew Stevens: *Stomata*, Studies in Biology, No. 155, Edward Arnold Publishers, London, 1983.*

Uma introdução concisa das várias características dos mecanismos de movimentos estomáticos.

Mengel, K., and E.A. Kirkby: *Principles of Plant Nutrition*, 3d ed., International Potash Institute, Worblaufen-Bern, Switzerland, 1982.

Um livro-texto para estudantes interessados na ciência vegetal e produtividade agrícola, integrando estudos sobre o solo, fisiologia vegetal e bioquímica.

Salisbury, Frank B., and Cleon W. Ross (eds.): *Plant Physiology,* 4th ed., Wadsworth Publishing Co., Inc., Belmont, Calif., 1991.

Uma revisão detalhada e útil sobre o assunto.

Steward, F.C. (ed.): *Plant Physiology, A Treatise, Vol. IX: Water and Solutes in Plants,* F.C. Steward, James F. Sutcliffe, and John E. Dale (coeds.), Academic Press, New York, 1986.

Um livro de vários autores sobre os muitos aspectos do transporte de água e solutos nas plantas, incluindo a transpiração e balanço hídrico, fisiologia dos estômatos e transporte do floema.

Zimmermann, Martin H.: *Xylem Structure and the Ascent of Sap,* Springer-Verlag, New York, 1983.

Um livro agradavelmente redigido sobre a estrutura e o funcionamento do xilema, escrito por uma pessoa que contribuiu enormemente para nossa compreensão da anatomia funcional do xilema e o movimento da seiva bruta nas plantas.

Zimmermann, Martin H., and Claud L. Brown: *Trees: Structure and Function,* Springer-Verlag, New York, 1975.

Este livro é voltado aos aspectos da fisiologia vegetal que são peculiares às plantas lenhosas altas. A ênfase é dada na função, e o livro inclui material não encontrado em textos gerais de fisiologia.

* Disponível em brochura.

SEÇÃO 6

Ecologia e o Desenvolvimento Humano

Polygonatum pubescens, *uma erva comum de vegetação lenhosa úmida, vegetação espessa e de beira de estrada, desde o Canadá até a Carolina do Sul. Com suas folhas dispostas ao longo de um caule arqueado,* P. pubescens *é bem adaptada para a captura de luz em condições sombreadas. Nas encostas íngremes, ervas com caules arqueados têm uma vantagem aparente sobre ervas com caules eretos (ver Cap. 30).*

CAPÍTULO 29

A Dinâmica de Comunidades e Ecossistemas

A ecologia é o estudo das interações dos organismos uns com os outros e com todos os outros componentes do seu ambiente. Como uma ciência, a ecologia se preocupa em explicar por que determinadas plantas e animais podem ser encontrados vivendo juntos em uma área e não em outras; por que existem tantos organismos de um certo tipo e tão poucos de outro; quais mudanças se poderia esperar que as interações entre eles produziriam numa dada área; e como funcionam os ecossistemas, com particular referência ao fluxo de energia, o uso dos compostos orgânicos e a ciclagem dos elementos químicos.

Algumas definições são necessárias antes de prosseguirmos. A nível individual, os ecólogos indagam como os organismos individualmente funcionam e interagem com seu ambiente. Os indivíduos existem em **populações**, grupos de indivíduos, usualmente de uma espécie, que vivem juntos em um dado lugar. Ao nível de população, os ecólogos indagam o que determina a abundância e a distribuição dos indivíduos de uma dada espécie.

Por seu turno, as **comunidades** consistem em populações; elas incluem os grupos de plantas, animais e outros organismos que vivem em uma dada área. Ainda que possamos falar de uma comunidade de ervas ou de uma comunidade de animais vertebrados, a palavra comunidade, quando não modificada, é geralmente assumida com o significado de *todos* os organismos que ocorrem juntos em um dado lugar. Um **ecossistema** inclui não somente estes organismos mas também seu ambiente físico e suas interações, tanto com outros organismos quanto com o ambiente. Neste capítulo, as propriedades das populações e dos indivíduos serão discutidas no contexto das interações entre organismos em comunidades e ecossistemas. Uma vez que estas interações tenham sido tratadas, passaremos a considerar as propriedades das comunidades e ecossistemas como um todo, centrando nossa discussão na ciclagem de nutrientes, níveis tróficos e o desenvolvimento das comunidades e ecossistemas através do tempo.

Os **biomas** são amplos complexos terrestres de comunidades de organismos vivos, caracterizados por distintas formas de crescimento que evoluíram em relação a um tipo particular de clima. São exemplos as florestas, os campos e os desertos. Os principais biomas são discutidos no Cap. 30.

Interações entre Organismos

A partir da discussão anterior, fica evidente que a interação é um tema central no campo da ecologia. Nenhum organismo vivendo em uma comunidade — seja esta comunidade uma porção de mata, um pasto, uma lagoa ou um recife de coral — existe isoladamente. Cada organismo participa de um número de interações, tanto com outros organismos como com os componentes não-vivos do ambiente. Organizaremos nossa discussão em torno de três tipos principais de interações entre espécies de organismos: mutualismo, competição e interações planta-herbívoro (e planta-patógeno).

MUTUALISMO

O **mutualismo** é uma interação biológica na qual o crescimento, sobrevivência e/ou reprodução de ambas as espécies que interagem são intensificados. Em muitos mutualismos, nenhum dos participantes pode sobreviver sem o outro, particularmente quando competição de outras plantas e predação são levadas em conta. Já nos deparamos com vários exemplos de mutualismos nos capítulos anteriores. Os liquens são um ótimo exemplo (Cap. 12). Outros exemplos são a relação entre leguminosas e bactérias fixadoras de nitrogênio que vivem em nódulos nas raízes destas plantas (ver Cap. 27) e algumas das especializadas relações de polinização discutidas no Cap. 19, tais como aquela entre mariposas e *Yucca*. Dois outros exemplos de mutualismo serão discutidos em maior detalhe.

Micorrizas

Um dos exemplos mais interessantes e ecologicamente significativo de mutualismo gira em torno da interação entre fungos e plantas. Como discutido nos Caps. 12 e 27, as raízes da maioria das plantas vasculares estão associadas com fungos, formando estruturas compostas conhecidas como micorrizas. Estes fungos desempenham um papel vital na absorção de fósforo e outros nutrientes essenciais; sem os fungos, o crescimento normal das plantas seria impossível. As micorrizas parecem ter desempenhado um papel crucial no estabelecimento das primeiras plantas terrestres.

Em muitas plantas vasculares, indivíduos não-formadores de micorrizas são dificilmente encontrados sob condições naturais, muito embora o crescimento possa ser possível sem fungos se os nutrientes forem abundantes. A maior parte das plantas vasculares são organismos duplos da mesma forma que os liquens, ainda que a relação não seja do mesmo porte. Assim se expressou S. A. Wilde, cientista de solo da Universidade de Wisconsin: "uma árvore removida do solo é somente uma parte de toda a planta, uma parte cirurgicamente separada de seu órgão de absorção e digestão".

Os fungos que formam associações do tipo micorriza na maioria das plantas são zigomicetos; como discutido no Cap. 12, as associações são chamadas endomicorrizas, e elas são características da maioria das espécies de ervas, arbustos e árvores. Em alguns grupos de coníferas e dicotiledôneas — principalmente árvores — as associações são principalmente com basidiomicetos mas também com certos ascomicetos; tais associações são chamadas ectomicorrizas. Algumas delas são altamente específicas, com uma espécie de fungo formando associações de ectomicorrizas somente com uma dada espécie ou grupo de espécies relacionadas de plantas vasculares. Por exemplo, o fungo *Boletus elegans* é conhecido em associação somente com *Larix*, uma conífera. Outros fungos, tais como *Cenococcum geophilum*, foram descobertos vivendo em associação ectomicorrízica com árvores de floresta de mais de uma dúzia de gêneros. As ectomicorrizas são particularmente características de comunidades de árvores relativamente homogêneas, crescendo em altas latitudes do Hemisfério Norte ou em altas altitudes, dois locais onde as baixas taxas de decomposição podem tornar os nutrientes particularmente difíceis de obter.

Formigas e Acácias

Os exemplos mais complexos de mutualismo ocorrem nos trópicos, onde muito mais tipos de organismos são encontrados que nas regiões temperadas. Por exemplo, árvores e arbustos do gênero *Acacia* ocorrem amplamente nas regiões tropicais e subtropicais. A interação entre certas espécies de *Acacia* nas planícies do México e da América Central e as formigas que habitam seus espinhos (na verdade espinhos derivados de estípulas) provêm um notável exemplo da complexidade que as interações planta-animal podem envolver. A relação especial entre as acácias *bull's horn* e os habitantes dos seus espinhos, formigas do gênero *Pseudomyrmex*, é um bom exemplo (Fig. 29.1).

As acácias *bull's horn* têm um par de espinhos enormemente espessados com mais de 2 centímetros de comprimento, na base de cada folha. Nectários ocorrem nos pecíolos, e pequenos órgãos nutritivos, conhecidos como corpos beltianos, ocorrem no ápice de cada folíolo. As formigas vivem no interior de espinhos ocos e obtêm açúcares dos nectários, e lipídios e proteínas ao comer os corpos beltianos. As acácias crescem extremamente rápido e são particularmente comuns em áreas perturbadas, onde a competição entre plantas colonizadoras de crescimento rápido é freqüentemente intensa.

Thomas Belt foi o primeiro a descrever a relação entre *Pseudomyrmex* e as acácias *bull's horn* em seu livro, *The Naturalist in Nicaragua* (1874). Em seguida às suas observações, houve uma prolongada controvérsia sobre se a presença das formigas realmente beneficiava as plantas de acácia. Esta questão foi final e definitivamente resolvida em 1964 por Daniel Janzen. Janzen observou que formigas operárias, que ocorrem em grande número na superfície da planta, agridem animais de todos os tamanhos que entrem em contato com a planta, desta forma protegendo-a das atividades de herbívoros e assegurando um lar para si próprias. Ainda mais quando os ramos de outras plantas tocam árvores de acácias habitadas, as formigas retiram um anel da casca da outra planta, destruindo os ramos invasores e produzindo um túnel para a luz através da vegetação tropical de crescimento rápido, no interior da qual a acácia cresce.

Quando Janzen removeu as formigas de uma planta ao envenená-las ou ao cortar as porções da planta que continham formigas ou quando uma acácia estava naturalmente desocupada por formigas (uma situação que ocorre raramente), o crescimento da planta era extremamente lento, e a planta usualmente morria depois de poucos meses como resultado de danos causados por insetos e sombreamento por outras plantas. Plantas habitadas por formigas cresciam muito rapidamente, alcançando logo 6 metros ou mais de altura e superando a vegetação de crescimento mais lento. Estas formigas fazem seus ninhos somente nestas acácias e são completamente dependentes dos nectários destas plantas e dos corpos beltianos para sua alimentação. Logo, o sistema formiga-acácia é uma entidade biológica dupla tanto quanto, por exemplo, os liquens. Um elemento normalmente não pode sobreviver sem o outro na comunidade onde ele ocorre.

(a) (b) (c) (d)

29.1
Formigas e acácias. (a) *Uma formiga rainha abre uma entrada para o interior de um espinho de uma planta jovem de acácia* bull's horn (Acacia cornigera). *Ela tornará oco o espinho e criará sua primeira descendência dentro dele.* (b) *O ápice de uma folha de acácia. As estruturas alaranjadas nas extremidades dos folíolos são os corpos beltianos. Eles são uma fonte de alimento para as formigas.* (c) *Uma formiga operária* (Pseudomyrmex ferruginea) *alimentando-se em um nectário na base de uma folha composta.* (d) *Guerreiras em batalha pela ocupação de uma acácia. Obtendo todo seu alimento das acácias, as formigas, por seu turno, matam muitos outros insetos que tentam se alimentar nestas plantas e cortam todas as plantas que entrem em contato com elas.*

COMPETIÇÃO

A **competição** é definida como a interação entre membros da mesma população ou de duas ou mais populações a fim de obter um recurso mutuamente requerido e disponível em quantidade limitada. Na competição, uma espécie interfere com outra espécie o suficiente para impedir à segunda o acesso ao recurso.

Diferentemente dos animais, que ingerem comida, as plantas verdes são dependentes de um único processo, fotossíntese, para obter energia. A competição em plantas é, portanto, manifestada amplamente em termos de uma "luta pela luz". Aquelas plantas, cuja taxa fotossintética, forma de crescimento e padrão de alocação de energia para as folhas, raízes e caules resultam na mais alta taxa de crescimento em um dado ambiente, freqüentemente terão uma vantagem nesta luta. Aquelas plantas com uma taxa de crescimento mais baixa devem ser capazes de fotossintetizar a baixas intensidades luminosas e ter uma alta taxa de crescimento em comparação aos seus competidores em outros locais, ou então morrerão. A evolução das plantas com fotossíntese C_4 e CAM (Cap. 7) pode ser vista à luz destas considerações: as propriedades fisiológicas de tais espécies as tornam capazes de dominar áreas climáticas onde suas ancestrais C_3 teriam perecido ou sido competitivamente excluídos pelas espécies C_4 e CAM de crescimento mais rápido.

Diferenças em altura, arranjo das folhas, forma da copa e alocação para as raízes *versus* folhas afetam a taxa de crescimento vegetal em comparação aos potenciais competidores. Combinações distintas destas características provavelmente maximizam o crescimento em diferentes ambientes; uma única combinação não pode produzir o melhor competidor em todos os ambientes. Como conseqüência, a vegetação em diferentes áreas climáticas é dominada por plantas com diferentes formas de crescimento; dentro de uma dada área (na verdade, dentro de uma única comunidade, tal como uma floresta temperada ou uma planície), as diferenças na forma de crescimento, fisiologia fotossintética e alocação podem permitir às espécies a coexistência, garantindo a cada uma vantagem competitiva em diferentes microambientes.

Os meios pelos quais cada planta é capaz de aumentar seu crescimento total e então competir por luz, água e nutrientes minerais determinam em grande parte o seu sucesso em diferentes ambientes. Um entendimento de tais fatores é então a chave para o aumento do rendimento em ambientes extremos, tais como aqueles que são relativamente pobres em nutrientes ou água, ou são intensamente sombreados. Estas relações são, portanto, importantes na agricultura. O conhecimento destes fatores irá também prover a informação necessária para predizer o desempenho de uma dada espécie de planta e das comunidades em um mundo que está mudando rapidamente, como é o caso do aquecimento global, resultante do aumento nos níveis de CO_2 e outros gases atmosféricos, em grande parte produzidos pelas atividades humanas.

A competição entre as espécies vegetais pode ser visualizada mais facilmente sob condições experimentais do que na natureza. A partir de observações do crescimento de organismos em ambientes simples, tem-se deduzido que duas espécies com requisitos ambientais semelhantes não podem coexistir indefinidamente no mesmo habitat. Esta é uma versão simplificada do que Garrett Hardin chamou de **o princípio da exclusão competitiva**. Se o ambiente é complexo, o que é freqüente na natureza, vários organismos devem estar relacionados a ele de diferentes formas, provocando uma subdivisão do ambiente e conseguindo sucesso competitivo em diferentes microambientes. Estes vários organismos podem então continuar a coexistir indefinidamente.

Por exemplo, *Picea engelmannii* e *Abies lasiocarpa* coexistem e formam uma comunidade co-dominante de árvores na zona subalpina do centro e norte das Montanhas Rochosas. Me-

(a)

(b)

29.2
A Reserva Natural Nacional Lullington Heath, East Sussex, Inglaterra, uma área de campo com solos brancos, antes (a) *e depois* (b) *da eliminação dos coelhos pela mixomatose, uma doença viral. A primeira foto foi tirada em 1954, a segunda em 1978. Num esforço para restaurar a diversidade de plantas herbáceas, as autoridades têm introduzido programas de pastoreio para ovelhas e cavalos em grande parte da reserva, a qual tem uma área de 62 hectares.*

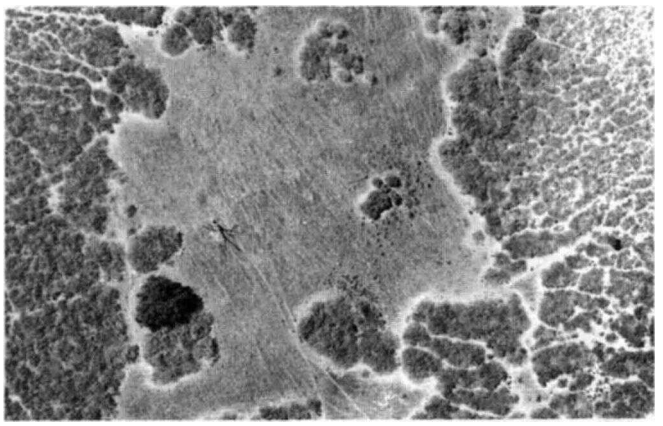
didas de campo cuidadosas sugerem que estas duas espécies de árvores são mantidas concomitantemente nestas áreas porque a maior longevidade e o maior porte de *Picea* são contrabalançados pelo crescimento mais rápido em altura e pelos requisitos mais flexíveis de estabelecimento das plantas jovens de *Abies*. Plântulas de *Picea* são encontradas principalmente em clareiras de florestas ou associadas com o dossel de árvores de *Abies*, enquanto as plântulas de *Abies* são encontradas mais comumente na floresta. Em outras palavras, as plântulas de *Abies* suplantam competitivamente as de *Picea* nas áreas sombreadas (isto é, elas sobrevivem), enquanto as plântulas de *Picea* suplantam as de *Abies* em locais mais ensolarados, em virtude das altas taxas de crescimento nesses ambientes e menor sensibilidade à seca. Constantes perturbações provenientes de tempestades, inundações e avalanches, entre outros fatores, e a longevidade relativamente curta de *Abies* evitam que ela domine toda a paisagem no processo de sucessão. Padrões deste tipo são freqüentes em diferentes comunidades vegetais, mas freqüentemente não são tão óbvios numa inspeção superficial. As diferentes necessidades das espécies envolvidas afastam-nas da competição direta e permitem a elas que coexistam indefinidamente.

Se populações de espécies coexistentes são mantidas em níveis baixos, e a exclusão competitiva pode ser evitada mesmo que as espécies, em princípio, venham a competir pelos mesmos recursos limitantes. Tal situação ocorreu nos campos de solos brancos da Inglaterra, quando as gramíneas foram constantemente cortadas pelos coelhos, e muitos tipos de angiospermas foram capazes de crescer nesse habitat. A diversidade é aumentada em tais situações, quando as espécies competitivamente dominantes — neste caso, gramíneas e outras ervas altas — são atacadas preferencialmente. Isso permitiu a muitos outros tipos de gramíneas menores e outras ervas coexistirem. Entretanto, a situação mudou drasticamente em épocas anteriores deste século, quando uma séria epidemia de mixomatose, uma doença causada por um vírus, reduziu drasticamente a população de coelhos. Após este declínio, a cobertura de gramíneas dos solos brancos ficou mais profunda e mais densa, e muitas das outrora espécies vegetais invasoras tornaram-se raras (Fig. 29.2). Efeitos semelhantes são freqüentemente observados quando se comparam pastos ou campos forrageados e não forrageados, e eles sempre aparecem em áreas onde catástrofes naturais, tais como furacões, são comuns. Logo, como podemos esperar, a diversidade de espécies é maior ao longo de uma costa fustigada pelas ondas do mar, onde as perturbações são contínuas, do que em um ambiente mais estável.

A reprodução clonal, que é importante em muitas plantas, algumas vezes torna difícil a definição dos limites naturais de uma planta na natureza. Isto, por seu turno, pode tornar difícil a avaliação das interações competitivas de um genótipo específico dentro de uma espécie. Indivíduos geneticamente idênticos podem estar amplamente dispersos, mas ocorrerem em ambientes muito separados, porém semelhantes, dentro de um único habitat complexo. Isso é característico não somente de plantas perenes rizomatosas, tais como muitas gramíneas e ciperáceas, mas também do dente-de-leão e outras plantas, nas quais as sementes são produzidas assexuadamente e contêm embriões que são geneticamente idênticos aos seus parentais. Isso é característico também daquelas plantas tais como o trevo branco (*Trifolium repens*), na qual uma planta original simplesmente cresce e dela surgem indivíduos distintos.

Redução de um recurso partilhado, tal como luz ou água, não é o único mecanismo pelo qual as plantas podem competir. Em algumas interações competitivas, um dos organismos competidores (ou ambos) produz substâncias químicas que inibem ou o crescimento dos membros da sua própria espécie, resultando em um aumento espacial para cada indivíduo, ou o crescimento da outra espécie. Por exemplo, o fungo *Penicillium chrysogenum*, que cresce em substratos orgânicos como sementes, produz quantidades significativas de penicilina na natureza. A penicilina inibe o crescimento de bactérias Gram-positivas, que poderiam de outra forma competir diretamente com o fungo pelos mesmos nutrientes. Entretanto, as bactérias que produzem penicilases (enzimas que decompõem a penicilina), tal como *Bacillus cereus*, freqüentemente tomam o lugar do *Penicillium*.

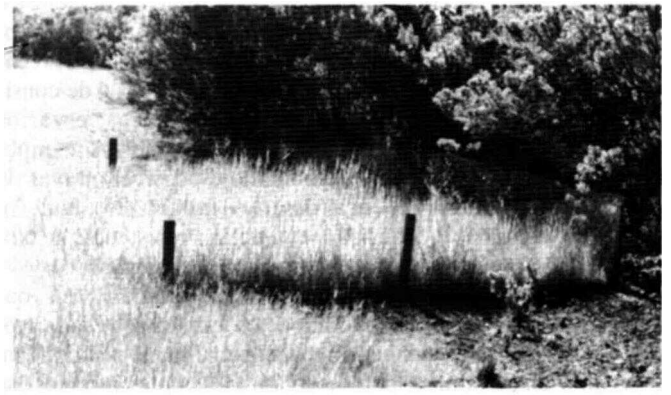
Relações análogas entre plantas são agrupadas em uma denominação geral de **alelopatia**. Um excelente exemplo deste fenômeno é dado pelos efeitos da nogueira negra (*Juglans nigra*) sobre outras plantas, que se tornam muito esparsas sob as árvores da nogueira. O tomate (*Lycopersicum esculentum*) e a alfafa (*Medicago sativa*) murcham quando crescem próximo à nogueira negra, e suas plântulas morrem se suas raízes entrarem em contato com as raízes da nogueira. Do mesmo modo, o pinheiro



29.3
Arbustos de sálvia (Salvia leucophylla) *produzem terpenos que evaporam e se espalham no ar, posteriormente alcançando o solo, onde eles inibem o crescimento de outras plantas. Nesta vista aérea, as zonas expostas ao redor dos arbustos de colônias e de indivíduos isolados de sálvia podem ser vistas claramente. Imediatamente ao redor dos arbustos há uma zona completamente exposta, e em seguida uma zona inibida de gramíneas com poucas ervas anuais.*

branco (*Pinus strobus*) e plantas de *Robinia pseudo-acacia* são freqüentemente mortos pelo crescimento da nogueira negra nas suas proximidades, especialmente em solos pobremente drenados, onde as toxinas liberadas pela nogueira aparentemente se acumulam. As zonas desnudas ao redor de arbustos de sálvia (*Salvia leucophylla*) na Califórnia (Fig. 29.3) também podem ocorrer em parte devido a efeitos alelopáticos, ainda que pássaros e roedores que se abrigam nos arbustos exerçam uma importante influência nos padrões observados (Fig. 29.4).

Efeitos alelopáticos estão sendo aplicados também na agricultura. Por exemplo, uma fileira plantada com sorgo terá de duas a quatro vezes menos ervas daninhas nos próximos anos que outras fileiras. As plantas de sorgo evidentemente liberam ao redor substâncias alelopáticas, no solo, que inibem o crescimento de ervas daninhas.



29.4
Quando mamíferos, tais como ratos, são excluídos de uma zona exposta, plantas anuais crescem de maneira exuberante até as margens dos arbustos em áreas onde elas estão normalmente ausentes. Tais resultados, observados por Bruce Bartholomew da Academia Californiana de Ciências, indicam que os efeitos destes mamíferos poderiam ser suficientes para justificar as zonas expostas, independentemente de as plantas produzirem ou não toxinas.

INTERAÇÕES PLANTAS-HERBÍVOROS E PLANTAS-PATÓGENOS

Já comentamos uma importante área das interações plantas-herbívoros envolvendo as plantas com flores — as relações que existem entre as flores e seus visitantes, e entre os frutos e seus dispersores (Cap. 19). Estas interações especializadas surgiram, no decurso da evolução, de relações mais gerais entre as plantas e os animais que as consomem. As relações entre plantas e organismos patógenos, especialmente fungos e bactérias, são semelhantes em seus efeitos.

O importante papel das interações plantas-herbívoros e plantas-patógenos na determinação da estrutura das comunidades naturais nem sempre é evidente. Por exemplo, vastas áreas da Austrália foram numa época cobertas de grupos de touceiras espinescentes de cactos do gênero *Opuntia*, uma planta que foi introduzida da América Latina. As terras férteis começaram a se tornar impróprias para o pastoreio, e a economia de grandes áreas do interior foi severamente ameaçada. Hoje, o cacto foi quase eliminado por uma mariposa (*Cactoblastis cactorum*), descoberta na América do Sul e deliberadamente introduzida na Austrália para o controle do cacto. A larva desta mariposa destrói as plantas de cacto comendo-as. A mariposa, antes abundante na Austrália, mal pode ser encontrada hoje, mesmo após um cuidadoso exame nos poucos agrupamentos de cactos remanescentes; contudo, não existem dúvidas de que ela continua a exercer uma influência no controle das populações dessas plantas na Austrália (Fig. 29.5).

Os efeitos dos herbívoros sobre as plantas são profundos, tanto a curto quanto a longo prazo. Os herbívoros controlam o potencial reprodutivo das plantas, destruindo suas superfícies fotossintetizantes, seus órgãos de reserva de nutrientes ou suas estruturas reprodutivas. Como discutido no Cap. 19, estas interações têm levado, no decorrer do tempo, ao desenvolvimento pelas plantas de uma grande variedade de defesas químicas — na forma de moléculas comumente conhecidas como "produtos vegetais secundários". A capacidade de as plantas produzirem toxinas e armazená-las em seus tecidos dá às plantas uma tremenda vantagem adaptativa. Na verdade, estas substâncias são aparentemente os fatores mais importantes no controle de insetos herbívoros na natureza. Esta vantagem é análoga àquela alcançada pela produção de espinhos, folhas duras e coriáceas, as quais obviamente protegem as plantas do forrageamento. Os cientistas que trabalham para o melhoramento da resistência de culturas contra herbívoros estão concentrando muito de seu esforço nestas substâncias.

No mar, muitas algas desenvolveram defesas comparáveis. Estas algas marinhas são consumidas por muitos tipos diferentes de herbívoros, incluindo peixes, ouriços-do-mar, moluscos e outros animais; quase toda a sua biomassa é consumida em alguns ambientes. Para escapar desses herbívoros, algumas algas crescem em fendas e buracos ou em outros habitats que os herbívoros não visitam. As algas palatáveis podem conseguir proteção crescendo misturadas com outras quimicamente protegidas. Muitas algas produzem defesas químicas que as tornam de sabor desagradável aos herbívoros, ao passo que outras (por exemplo, algas vermelhas coralinas) podem ser muito duras para o consumo. Em outras palavras, a amplitude de defesas contra herbívoros que são aplicadas pelas algas é virtualmente tão extensa quanto aquelas que ocorrem entre as plantas terrestres com flores.

(a) (b)

29.5
(a) *Formação densa de* Opuntia inermis, *crescendo em um escrube misto em Queensland, Austrália, em outubro de 1926;* (b) *a mesma floresta em outubro de 1929, depois que os cactos foram destruídos pela introdução deliberada da mariposa sul-americana* Cactoblastis cactorum. *Introduzida em maio de 1925 pela primeira vez, as larvas desta mariposa destruíram os cactos em mais de 120 milhões de hectares de florestas.*

Interações planta-herbívoro e planta-patógeno podem ser muito complexas. Por exemplo, as plantas de ervilha (*Pisum sativum*) são em grande parte protegidas de fungos parasitas por uma substância chamada pisatina, que é produzida pelas plantas. Muitas linhagens deste importante fungo parasita *Fusarium*, no entanto, têm enzimas denominadas monoxigenases, que convertem a pisatina em uma substância menos tóxica; tais fungos então têm a capacidade de atacar as ervilhas. O homem também utiliza monoxigenases para detoxificar certas substâncias que poderiam de outra forma ser prejudiciais ao organismo. Deste modo, há um contínuo investimento na "guerra química" entre plantas e seus herbívoros.

As defesas químicas que as plantas produzem freqüentemente não são apenas impalatáveis, mas podem apresentar outras características para deter os herbívoros. Os cromenos, por exemplo, podem interferir na produção do hormônio juvenil dos insetos (essencial para o ciclo de vida do inseto) e assim agir como inseticidas verdadeiros. Uma erva daninha mexicana (*Helenium* sp) produz helanalina, que funciona como um poderoso repelente de inseto. O piretro é outro inseticida natural produzido comercialmente a partir de espécies de *Chrysanthemum*. Até mesmo as superfícies cerosas das folhas, que são de difícil digestão, podem ser importantes ao retardar os ataques de insetos e fungos.

Quando infectadas por fungos ou bactérias, as plantas freqüentemente se defendem produzindo antibióticos naturais chamados **fitoalexinas** (Cap. 2). Estas são compostos lipófilos cuja síntese pode ser estimulada também por danos causados às folhas. Elas parecem ser produzidas em resposta à presença de moléculas específicas de hidrato de carbono, chamadas de **eliciadores**, que estão presentes na parede celular de fungos e bactérias. Os eliciadores, que são liberados das paredes celulares dos fungos e bactérias por enzimas presentes nas plantas que estão sendo atacadas, difundem-se através das células vegetais mais ou menos como hormônios. Posteriormente, os eliciadores se ligam a receptores específicos na membrana plasmática das células vegetais, acarretando mudanças metabólicas que resultam na produção das fitoalexinas. Em princípio, poderia ser possível pulverizar eliciadores em cultivos antes que estes fossem infectados e então protegê-los de fungos e bactérias patógenas. Tal processo seria análogo à vacinação em seres humanos e animais domésticos. Um possível problema, no entanto, é que o custo energético para a planta produzir grandes quantidades de fitoalexinas pode diminuir o rendimento final da planta mais do que aconteceria com a infecção por fungos ou bactérias. Uma vantagem natural das fitoalexinas como substâncias de defesa é que a planta não precisa despender a energia necessária para produzi-las, a não ser que ela seja de fato atacada. Contudo, o entendimento da produção das fitoalexinas nas plantas é de considerável importância para a proteção de culturas, e vários eliciadores sintéticos têm sido produzidos e testados. A manipulação da base genética da resistência, hoje possível através de métodos de engenharia genética (descritos no Cap. 25), também oferece novas possibilidades para aumentar a resistência de culturas que não acarretem um aumento no custo energético.

Assim como algumas plantas produzem fitoalexinas, outras produzem taninos e outros compostos fenólicos, e estes compostos parecem desempenhar um papel semelhante na natureza. Os taninos são geralmente defesas estáticas, sempre presentes nas partes das plantas onde eles ocorrem. Em alguns casos, no entanto, eles podem ser convocados pela planta quando ela é atacada. Por exemplo, quando a mariposa *Lymantria dispar* ataca e desfolha as árvores de carvalho (*Quercus* spp.), as plantas produzem novas folhas que são muito mais taníferas e com mais substâncias fenólicas que o normal. As folhas novas, produzidas em tais condições, também são mais duras e contêm menos água que aquelas que as precederam. De fato, as diferenças são sufi-

Os Pesticidas e os Ecossistemas

Aproximadamente meio bilhão de toneladas de pesticidas e herbicidas são produzidos anualmente para aplicação em culturas somente nos Estados Unidos. Desta enorme quantidade, estima-se que somente cerca de 1% alcançam os organismos alvos. A maioria do remanescente alcança o solo, a água, ou outros organismos não visados no mesmo ecossistema, ou então se espalha para ecossistemas vizinhos, onde as substâncias podem ter efeitos deletérios sérios. Este resíduo pode resultar na eliminação de certas espécies, por exemplo, e a perda daquelas espécies pode afetar o funcionamento do ecossistema como um todo ou levar indiretamente à eliminação de outras espécies. A abundância de decompositores importantes, tais como minhocas e outros organismos terrestres, pode ser grandemente reduzida por pesticidas e herbicidas, a tal ponto que o ecossistema como um todo cessa seu funcionamento normal. A intensidade de tais efeitos depende da toxicidade das substâncias químicas e de sua persistência no ambiente.

Um dos problemas associados com alguns poluentes químicos é que eles tendem a ficar mais concentrados à medida que passam a níveis mais altos da cadeia alimentar, atingindo suas maiores concentrações nos predadores do topo da cadeia. Por exemplo, os organoclorados, tais como o DDT (hoje proibido de ser aplicado nos Estados Unidos, mas não de ser fabricado e exportado, infelizmente, além de não ser proibido em muitos outros países industrializados), ficam concentrados nos tecidos de aves predatórias e tornam as cascas de seus ovos anormalmente finas. A casca de tais ovos quebra antes que o filhote esteja pronto para vir à luz, causando sua morte. Além disso, desenvolveram-se muitas linhagens de insetos, bactérias e fungos que são resistentes aos pesticidas que foram projetados para controlá-los. Das 2000 espécies estimadas dos principais insetos considerados pragas, cerca de um quarto já desenvolveram linhagens que são resistentes a um ou mais inseticidas. Da mesma forma, várias espécies de ervas daninhas têm adquirido resistência a herbicidas.

Outros efeitos são menos diretos. Por exemplo, espécies predatórias que naturalmente controlam populações de espécies de pragas podem ser eliminadas por pesticidas, contribuindo para a eclosão de muitas pragas em cujo controle as próprias substâncias químicas foram afinal empregadas. Como na maioria das atividades humanas, o efeito líquido da aplicação de pesticidas e herbicidas é a redução da diversidade dos ecossistemas afetados. Entretanto, a produção agrícola moderna depende, em larga escala, da aplicação destas substâncias úteis.

Devido aos efeitos tão drásticos dos pesticidas e herbicidas, os cientistas estão ativamente procurando métodos menos prejudiciais para melhorar os rendimentos agrícolas. Isto inclui o melhoramento seletivo para produzir culturas resistentes a pragas (os métodos de engenharia genética descritos no Cap. 25 serão especialmente úteis no alcance destes objetivos), intensificação de pesquisas no desenvolvimento de pesticidas e herbicidas que sejam menos tóxicos e menos persistentes que aqueles correntemente utilizados, e sistemas integrados de manejo de pragas, envolvendo combinações de medidas de controle, incluindo o reforço no uso de predadores e doenças das espécies consideradas pragas, assim como a aplicação judiciosa de pesticidas.

cientemente grandes para que as larvas comendo as novas folhas apresentem crescimento reduzido, e eclosões posteriores de mariposas são diminuídas em intensidade. Os taninos aparentemente interferem nos processos de digestão do inseto pela sua combinação com as proteínas das plantas, tornando-as indigeríveis. Efeitos semelhantes podem ser comuns em outras plantas. Por exemplo, quando lebres de regiões árticas pastam intensamente sobre árvores e arbustos, tais como bétula (*Betula papyrifera*), estas plantas produzem novos ramos que são muito mais ricos em resinas e compostos fenólicos que os ramos anteriores.

Os produtos vegetais secundários ingeridos por herbívoros, por seu turno, podem desempenhar um papel nas relações ecológicas com outros animais. Por exemplo, alguns insetos armazenam estes venenos dentro dos seus tecidos e são assim protegidos dos seus predadores (Fig. 29.6). Além disso, alguns atrativos sexuais dos insetos são derivados de plantas das quais eles se alimentam.

Analisando como um todo, as relações dentro de uma comunidade são incrivelmente complexas. Os organismos que coexistem dentro de uma comunidade freqüentemente evoluíram juntos. Dentro de uma comunidade, eles interferem uns com os outros por uma variedade infinita de processos; apenas alguns dentre eles os cientistas estão começando a entender.

Ciclagem de Nutrientes

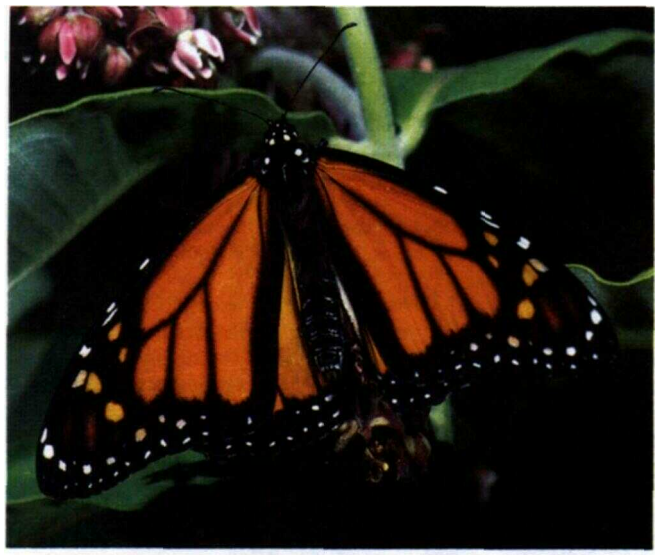
Com esta seção, voltamo-nos para as propriedades dos ecossistemas. Como mencionado anteriormente, os ecossistemas têm a propriedade de regular o fluxo de energia, originalmente derivada do sol, e de regular o ciclo de nutrientes. Aspectos destas propriedades serão explorados nas próximas páginas deste capítulo.

Em termos de suprimento de nutrientes, um ecossistema é mais ou menos auto-suficiente. Uma das mais importantes razões para esta autonomia é a contínua ciclagem de elementos químicos entre os organismos e o ambiente. As vias de alguns desses elementos essenciais, conhecidos como ciclos dos nutrientes, foram discutidas no Cap. 27. De forma ideal, nada é perdido, de tal forma que o conjunto de nutrientes é continuamente renovado e continuamente disponível para o crescimento dos organismos. A taxa do fluxo dos nutrientes não-orgânicos para os organismos e o seu retorno, a quantidade disponível de material no conjunto de nutrientes não-orgânicos e a forma deste conjunto diferem entre os nutrientes e também de habitat para habitat.

Considerando a interação dos organismos, é fácil perceber que a competição por nutrientes pode ocorrer facilmente. Em alguns casos, esta competição se torna tão intensa que os organismos se beneficiam em interações mutualísticas, tais como as micorrizas, nas quais um dos participantes assume a responsabilidade de prover nutrientes para o outro.

RECICLAGEM EM UM ECOSSISTEMA DE FLORESTA

Estudos de um ecossistema de floresta descídua na Floresta Experimental Hubbard Brook, da Floresta Nacional de White Mountain, New Hampshire mostrou que as plantas desta comunidade desempenham um importante papel na retenção dos nutrientes. Os pesquisadores primeiro estabeleceram um procedimento para



(a)

(b)

29.6
(a) *A borboleta monarca (*Danaus plexippus*) obtém glicosídeos cardioativos de plantas da família da falsa erva-de-rato (Asclepiadaceae), na qual suas larvas* (b) *se alimentam. Como resultado, a monarca fica impalatável aos pássaros e outros vertebrados. Ela "adverte" sobre este fato com uma coloração brilhante alaranjada e preta no adulto e por larvas que são visivelmente listradas de branco, amarelo e preto. Até mesmo os ovos da monarca, que são amarelos brilhantes e conspícuos, contêm quantidades suficientes de glicosídeos cardioativos para a sua proteção.*

determinar a provisão mineral — absorção e liberação, ou "ganho" e "perda" — em diferentes áreas da floresta. Analisando a quantidade de nutrientes da chuva e da neve, eles foram capazes de estimar o que é ganho da atmosfera, e construindo barragens de concreto que canalizavam a água que fluía de áreas selecionadas, eles foram capazes de calcular a perda de nutrientes (Fig. 29.7). Uma vantagem especial deste sítio foi que uma camada rochosa de granito está presente logo abaixo da superfície do solo, de tal maneira que muito pouco material é lixiviado para dentro do solo, ou seja, a água do solo percola somente a uma pequena distância. Além disso, poucos nutrientes são adicionados pela dissolução da camada rochosa altamente resistente.

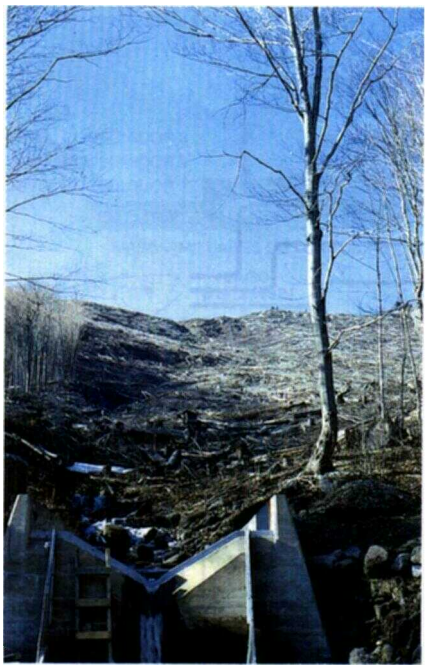
Os pesquisadores descobriram que a floresta natural era extremamente eficiente em conservar os seus nutrientes minerais. Por exemplo, a perda líquida anual de cálcio do ecossistema foi de 9,2 quilogramas por hectare. Isto representa somente cerca de 0,3% do cálcio no sistema. No caso do nitrogênio, o ecossistema estava, na verdade, acumulando este elemento a uma taxa de cerca de 2 quilogramas por hectare por ano. Havia um ganho líquido semelhante, embora um tanto menor, de potássio no sistema.

Em Hubbard Brook, a regulação biológica da ciclagem de elementos foi testada pelo seguinte experimento. No inverno de 1965-1966, todas as árvores, adultas e jovens, além dos arbustos em uma área de 15,6 hectares em uma pequena vertente da floresta, foram cortadas. Entretanto, nenhum material orgânico foi removido, e o solo não foi perturbado. Durante a primavera seguinte, a área foi nebulizada com um herbicida para inibir o rebrotamento. Durante os quatro meses de junho a setembro de 1966, a perda de água da chuva desta área foi quatro vezes maior que nos anos anteriores. A perda de cálcio foi 20 vezes maior que na floresta não perturbada, e a perda de potássio foi 21 vezes maior. O mais sério distúrbio foi observado no ciclo do nitrogênio. Os tecidos das plantas e animais mortos continuaram a ser decompostos até amônia ou íons amônio, que foram então metabolizados por bactérias nitrificantes para produzir nitratos, a forma pela qual o nitrogênio é comumente assimilado pelas plantas. No entanto, nenhuma planta estava presente, e os íons nitrato não foram retidos no solo. A perda líquida de nitrogênio foi em média de 120 quilogramas por hectare por ano de 1966 até 1968. Como um efeito colateral, a corrente de água que drenava a área, poluída com nitratos, favoreceu um crescimento explosivo de algas. A concentração de nitratos do riacho aumentou para níveis acima daqueles estabelecidos pelo Serviço de Saúde Pública dos Estados Unidos como satisfatórios para água potável.

O nitrogênio não é sempre perdido tão prontamente de ecossistemas florestais perturbados. No experimento de Hubbard Brook, o rebrotamento da vegetação foi impedido por herbicidas, de tal maneira que a absorção não foi possível; portanto, estes resultados representam a máxima perda possível. As reais taxas locais de perda de nitrogênio dependem de detalhes do ciclo do nitrogênio na floresta em questão, antes que o distúrbio aconteça. Por exemplo, se os microorganismos do ecossistema têm uma alta demanda pelo nitrogênio liberado após o desmatamento da floresta, o distúrbio não resultaria em perdas da magnitude observada em Hubbard Brook.

Níveis Tróficos

Além dos componentes *físicos* (ou abióticos), cada ecossistema inclui duas classes de componentes *bióticos* (ou vivos) — autótrofos e heterótrofos. Os autótrofos são principalmente os organismos fotossintetizantes, que são capazes de utilizar energia luminosa para fabricar seu próprio alimento; eles são conheci-



29.7
Barragem na Floresta Experimental Hubbard Brook, New Hampshire. A água de cada um dos seis ecossistemas experimentais foi canalizada através de uma barragem (tal como esta, construída onde a água deixava sua linha divisória) e nela foram analisados os elementos químicos. As árvores e arbustos no caminho da água atrás desta barragem foram cortados. O experimento mostrou que o desmatamento rompia a intrincada ciclagem de nutrientes mantida por vários componentes bióticos do ecossistema e aumentava enormemente a perda de nutrientes daquele sistema.

dos como **produtores primários**. Os autótrofos correspondem às plantas verdes, algas e bactérias autotróficas. Uma vez que os heterótrofos não são capazes de produzir o seu próprio alimento, eles devem utilizar as moléculas orgânicas fabricadas pelos autótrofos. Vários níveis de alimentação, ou **níveis tróficos**, ocorrem entre os heterótrofos: **consumidores primários**, ou **herbívoros** — animais que se alimentam de plantas vivas; **consumidores secundários**, ou parasitas e carnívoros — animais que se alimentam de animais; e **decompositores** — fungos, bactérias e vários animais pequenos que decompõem a matéria orgânica reservada nos corpos de outros organismos. Todos os três níveis estão presentes na maioria dos ecossistemas.

Em um dado ecossistema, organismos de cada um dos níveis tróficos constituem o que é chamado de uma **cadeia alimentar** (Fig. 29.8). As relações entre os organismos em uma cadeia alimentar regulam o fluxo de energia e nutrientes através do ecossistema. A extensão e complexidade de tais cadeias alimentares variam enormemente. Usualmente, um organismo tem mais de uma fonte de alimento e é, ele próprio, presa de mais de um tipo de organismo. Na maioria das circunstâncias, é mais correto falar-se em **teia alimentar** (Fig. 29.9). A complexidade das relações tróficas tem uma série de importantes implicações para as propriedades gerais do ecossistema.

O FLUXO DE ENERGIA

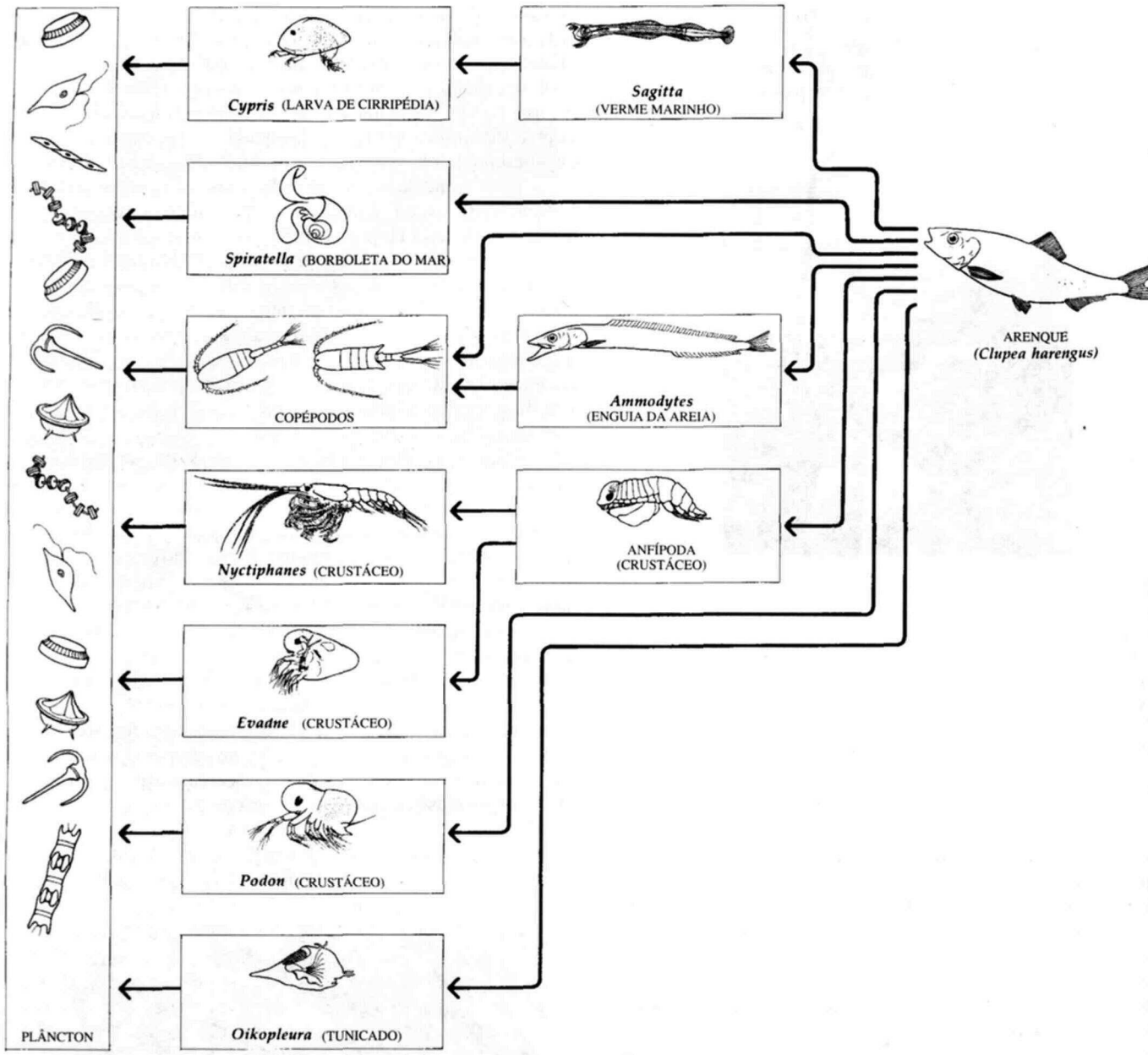
Em um ecossistema, o fluxo de energia tipicamente começa com a energia solar que é captada na fotossíntese e usada para fazer moléculas de hidratos de carbono. A energia não flui em um ciclo no ecossistema; em vez disso, ela flui dos autótrofos (usualmente organismos fotossintetizantes, ou seja, plantas, algas e algumas bactérias) para os consumidores (animais e protistas heterótrofos) e então para os decompositores. Em cada passo, a grande maioria da energia é dissipada em forma de calor, que eventualmente retorna ao espaço como radiação infravermelha.

Uma grande quantidade de **biomassa** é produzida na terra por ano. ("Biomassa" é um termo taquigráfico conveniente para matéria orgânica.) Hoje se estima que a produção de biomassa anual da terra atinge o valor de cerca de 200 bilhões de toneladas métricas. Apesar dessa enorme cifra, os organismos fotossintetizantes não são muito eficientes na conversão da energia solar em compostos orgânicos. Geralmente, menos de 1% da luz que chega nas plantas é utilizada em biossíntese (ver Cap. 5). No entanto, áreas de vegetação particularmente produtivas, e alguns sistemas aquáticos, podem converter até 3% da radiação solar anual incidente em energia química.

Quando o material orgânico produzido pelas plantas é consumido por um herbívoro, energia é liberada. A maior parte desta energia é perdida na forma de calor, e uma fração do material orgânico consumido é convertida em tecido animal. Em geral, menos — e freqüentemente muito menos — do que 20% da energia utilizável da planta é adicionada à massa do herbívoro; o restante é perdido na respiração. Uma relação de ganho-perda semelhante é encontrada em cada nível que se sucede. Assumindo que uma média diária de 1500 quilocalorias de energia luminosa por metro quadrado de superfície terrestre é utilizada pelas plantas, cerca de 1% (como mencionado acima), ou 15 quilocalorias, é convertido em matéria vegetal. Desta quantidade, talvez 10%, ou 1,5 quilocaloria, são incorporados nos corpos dos herbívoros que comem as plantas, e 10% disso, ou cerca de 0,15 quilocaloria, são incorporados nos corpos dos carnívoros que se alimentam dos herbívoros.

Para dar um exemplo concreto, Lamont Cole, da Universidade de Cornell, em seus estudos no Lago Cayuga, próximo ao

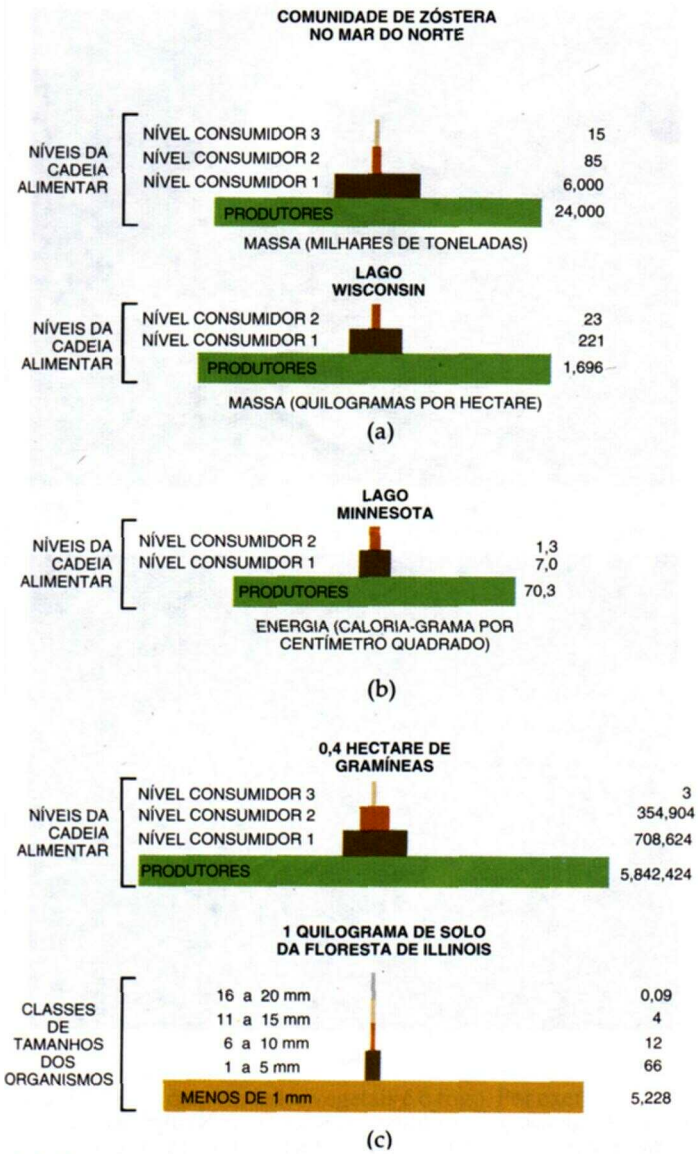
29.8
Uma cadeia alimentar. Uma tartaruga Terrapene carolina triunguis *alimenta-se de um caracol que se alimentou de cogumelos que estão decompondo a matéria orgânica do solo.*



29.9
As relações alimentares do arenque (Clupea harengus) *no Atlântico Norte, mostrando algumas das complexidades e inter-relações de uma teia alimentar.*

campus de Cornell, no Estado de Nova Iorque, calculou que, para 1000 quilocalorias de energia luminosa utilizada pelas algas no lago, cerca de 150 quilocalorias são reconstituídas como pequenos animais aquáticos. Além disso, destas 150 quilocalorias, 30 são reconstituídas como eperlano (um pequeno peixe). Se fôssemos comer este peixe, ganharíamos cerca de 6 quilocalorias das 1000 quilocalorias originais usadas pelas algas. Mas se uma truta come o eperlano e então comemos a truta, ganharíamos apenas cerca de 1,2 quilocaloria das 1000 quilocalorias originais. Os eperlanos são muito mais abundantes e constituem uma biomassa muito maior, no Lago Cayuga, que as trutas. Assim, uma quantidade maior da energia original está disponível para nós se comermos eperlanos em vez das trutas que se alimentam dos eperlanos; no entanto, as trutas são consideradas uma iguaria, e os eperlanos um alimento muito menos desejável para o homem. Em condições de fome, os povos não podem se dar ao luxo de perder 10 vezes a quantidade de energia que ocorre nas plantas que são comidas pelos animais; eles devem então tornar-se herbívoros para obter tanta comida quanto possível.

Cadeias alimentares são geralmente limitadas a três ou quatro elos; a quantidade de energia remanescente no final de uma cadeia alimentar mais longa é tão pequena que poucos organismos podem ser sustentados por ela. O tamanho do corpo também desempenha um papel na estrutura das cadeias alimentares. Por exemplo, um animal que constitui um elo geralmente tem que ser suficientemente grande para capturar sua presa do elo anterior, mais abaixo na cadeia alimentar (embora pequenos insetos alimentem-se de árvores grandes!). Finalmente, a maior parte da



29.10
Pirâmides de massa (a), *energia* (b) *e número de organismos* (c) *em várias comunidades. Uma quantidade relativamente pequena de massa ou energia é transferida sucessivamente para cada nível superior. As unidades de medida estão listadas embaixo de cada figura, com as quantidades opostas de cada nível à direita de cada figura.*

biomassa em um ecossistema é utilizada por decompositores, tais como fungos e bactérias.

Em virtude das relações acima discutidas, a energia total em níveis tróficos sucessivamente superiores em um ecossistema geralmente decresce nitidamente, justificando o tipo de relação descrita pela expressão "pirâmide de energia" (Fig. 29.10). Esta relação pode não ser válida se existir uma rápida reciclagem entre os produtores primários, tais como algas em um lago; a taxa de reciclagem passa a ser então o fator de controle, e a energia total presente naquele nível pode ser relativamente pequena em qualquer época. Uma relação semelhante é característica da massa, levando à existência de "pirâmides de massa". Em geral, há também muito mais indivíduos nos níveis inferiores do que nos superiores, o que leva a uma "pirâmide de números". Segue-se também que, se todos os organismos de um ecossistema forem divididos em classes de tamanho, os animais pequenos serão de longe mais numerosos do que os grandes.

Um aspecto prático do fluxo de energia nos ecossistemas se aplica nos esforços humanos de desenvolver fontes renováveis de energia a partir das plantas, um processo conhecido como conversão de energia biológica. Plantações de árvores e outras plantas de crescimento rápido podem prover a fonte renovável mais importante de energia no futuro, e elas podem constituir um dos meios ambientalmente mais benignos de, eficientemente, captar a energia solar. Mesmo agora, os cientistas estimam que os restos de materiais disponíveis a cada ano, após a colheita de produtos agrícolas e florestais, poderiam fornecer uma quantidade de energia equivalente a 1% da gasolina consumida anualmente nos Estados Unidos, ou 4% do consumo nacional anual de energia elétrica. O potencial é limitado, entretanto, pelo custo energético da colheita do material. Em países em desenvolvimento, mais de 2 bilhões de pessoas dependem virtualmente da biomassa para a totalidade da energia aplicada no cozimento de alimentos, no aquecimento e iluminação, de tal forma que a habilidade das plantas de converter energia do sol para uma forma de energia utilizável para o homem é um assunto de importância central numa escala global.

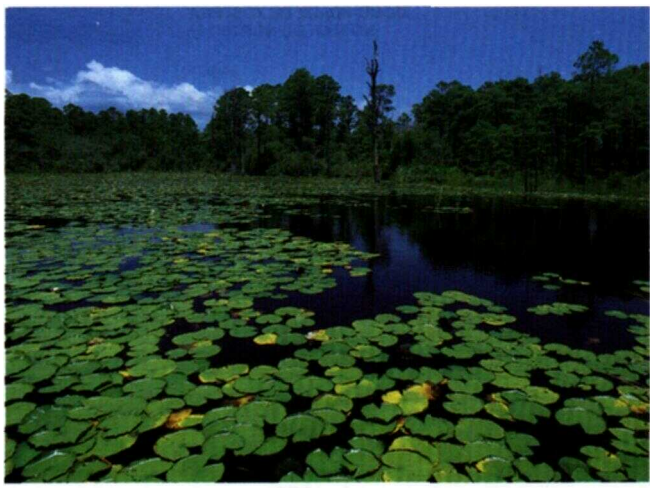
Desenvolvimento de Comunidades e Ecossistemas

SUCESSÃO

Algumas comunidades vegetais parecem permanecer iguais ano após ano, enquanto outras mudam rapidamente. No último caso, há uma progressão de mudanças na comunidade, chamada **sucessão**. Uma área de mata desmatada é rapidamente colonizada pelas árvores remanescentes na sua vizinhança; da mesma forma, uma pastagem eventualmente dá lugar a uma floresta. Séries análogas de eventos ocorrem em áreas naturalmente perturbadas, tais como lagos, florestas inundadas ou encostas de montanhas. Perturbações naturais (por exemplo, inundações, vendavais, terremotos, deslizamentos, incêndios) são eventos de enorme influência de todos os ecossistemas, até áreas selvagens "virgens" que são pouco perturbadas pelo homem. O processo de sucessão é ao mesmo tempo contínuo e distribuído mundialmente.

A sucessão ocorre em uma taxa variável em todas as áreas que sejam temporariamente perturbadas. Algumas lagoas, por exemplo, enchem-se de restos de plantas aquáticas e materiais em decomposição; a vegetação emergente vai formando solo, enquanto sedimentos das chuvas afluem e contribuem para encher a lagoa; o local é ocupado por uma várzea; arbustos higrófilos podem se estabelecer; e finalmente a floresta característica da região se desenvolve na várzea que se formou anteriormente num local onde existira uma lagoa (Fig. 29.11). Em outro exemplo, rochas desintegram-se e se desfazem devido a congelamento e degelo, além de outros fatores físicos, e o processo é algumas vezes acelerado pela ação de liquens, que secretam substâncias que erodem as rochas diretamente, e por musgos, que se expandem com a umidade quebrando continuamente pedacinhos de rochas (Fig. 29.12). O solo se acumula na base de liquens e musgos, e plântulas de plantas floríferas eventualmente podem começar a se estabelecer. Suas raízes penetram nas fendas, quebrando ainda mais as rochas. Eventualmente, talvez depois de muitos séculos, a rocha pode estar completamente reduzida a um componente do solo, que inclui também material orgânico das

(a)



(b)

(c)

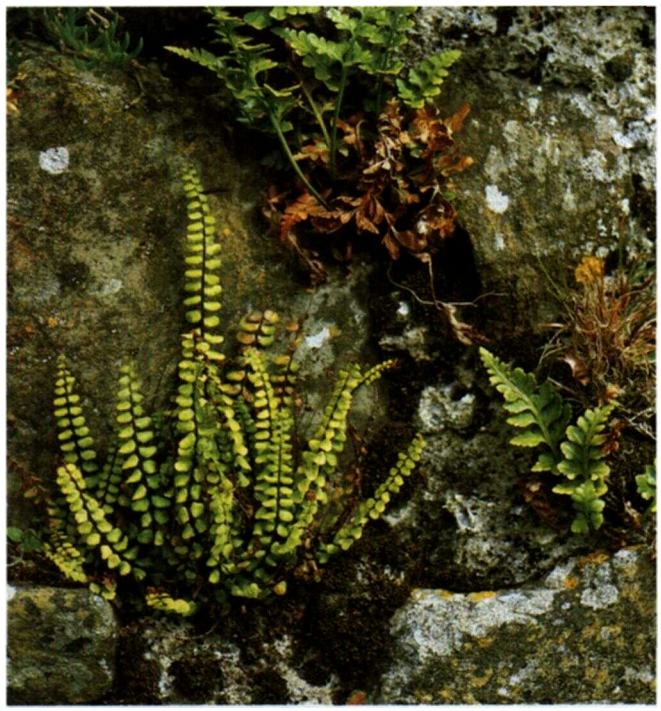
(d)

29.11
(a) *Vegetação emergente cresce ao longo da margem de uma lagoa.* (b) *Plantas aquáticas com folhas flutuantes, tais como a* Nymphaea odorata, *crescem na superfície de uma lagoa e eventualmente sufocam as plantas presas no fundo.* (c) *Aguapés* (Eichhornia crassipes) *desempenham um papel semelhante em ambientes mais quentes.* (d) *Gramíneas e ciperáceas paludosas e taboa* (Typha spp.) *crescendo no leito de uma lagoa antiga, continuam o processo de sucessão.*

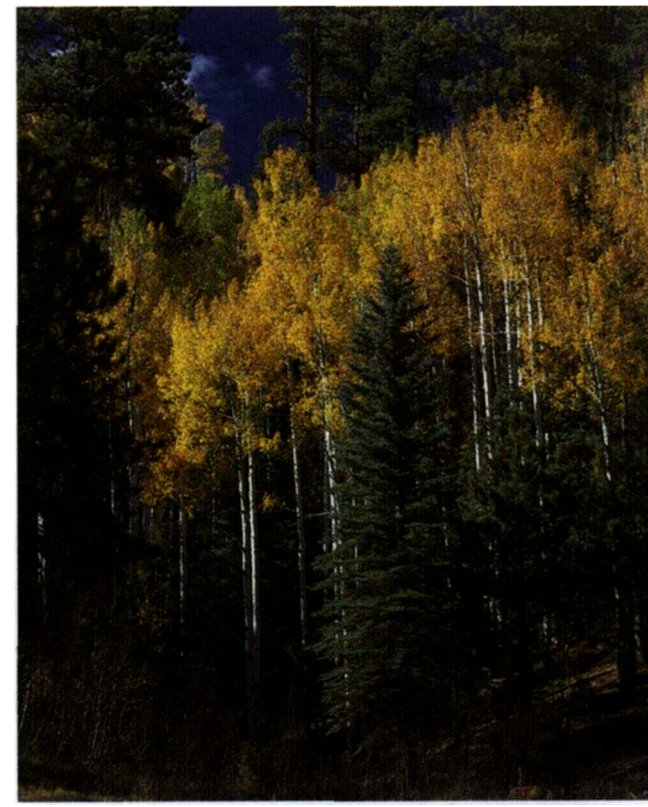
gerações de organismos que cresceram ali. O solo será no final ocupado por florestas ou outros tipos de vegetação característica da região. Nos estágios iniciais de sucessão, plantas com simbiontes que tenham a capacidade de fixar nitrogênio podem ser proeminentes, pelo menos em certas áreas. Outro exemplo de sucessão é mostrado na Fig. 29.13.

Freqüentemente, o processo de sucessão não é unidirecional, em particular nos seus estágios finais. Geralmente é simples a observação dos estágios iniciais de sucessão e muito difícil de interpretar os finais. Em comunidades mais estabelecidas, freqüentemente acontecem inversões na direção esperada da sucessão, e o resultado final pode ser fortemente influenciado pela natureza das comunidades adjacentes.

A formação e recobrimento de **clareiras** criadas por perturbações naturais são eventos que desempenham um importante papel no processo de sucessão e na manutenção da diversidade de espécies em várias comunidades vegetais. As clareiras que se formam quando caem árvores em uma floresta, por exemplo, geram oportunidades em tais áreas para o crescimento de muitas espécies de plantas com demandas de luz relativamente altas. Na América do Norte temperada, algumas espécies que caracteristicamente ocorrem nas clareiras, tais como *black cherries* e *blackberries*, têm frutos carnosos que são comidos por pássaros. Os pássaros digerem as partes carnosas destes frutos e deixam cair as sementes em novas clareiras, que são assim colonizadas eficientemente. Tais espécies pioneiras freqüentemente têm copas difusas multiestratificadas, madeiras leves e não duráveis, e altas taxas de crescimento em condições de sol. As árvores dominantes dos últimos estágios sucessionais da mesma floresta freqüentemente têm características muito diferentes, tais como copas mais densamente compactadas, madeiras densas e duráveis, e taxas de crescimento baixas em condições ensolaradas; entretanto, elas podem crescer na sombra e são mais longevas que as pioneiras. Tais diferenças entre as espécies arbóreas desempenham um importante papel na determinação do seu sucesso naquele local e, assim, na estrutura da floresta já desenvolvida.



29.12
Um estágio inicial de sucessão. Os liquens começaram a decompor as rochas, enquanto que as pteridófitas e briófitas estão acumulando solo em uma pequena fenda.



29.13
Árvores jovens de Abies balsamea *crescendo sob* Populus tremuloides *e substituindo-o no norte do Arizona — um estágio na sucessão de uma floresta levando a uma comunidade clímax de* Picea glauca *e* Abies balsamea.

Uma das formas mais significativas de distúrbios naturais que afetam as comunidades vegetais é o fogo. Por exemplo, quando os colonizadores europeus chegaram pela primeira vez na Califórnia, eles encontraram uma magnífica floresta de *Pinus lambertiana*, ao longo de uma boa extensão da Sierra Nevada. Ainda que alguns conservacionistas tentassem preservar parte desta vegetação em florestas e parques nacionais, muitas áreas de *Pinus lambertiana* foram substituídas por outras árvores, tais como *Abies concolor* e *Calocedrus decurrens*. Porque ocorreu esta mudança?

Pinus lambertiana era um membro de um estágio sucessional nas florestas dessa região que foi mantido por queimadas periódicas. Estas queimadas foram grandemente reduzidas tanto em número como em potência depois da chegada dos colonizadores na área. Sem as queimadas de pequena intensidade periodicamente passando através da mata, um denso crescimento de arbustos e pequenas árvores se estabeleceu, criando evidentemente condições de tanto sombreamento que as plântulas de *Pinus lambertiana* não poderiam competir efetivamente. Somente com uma política de permitir incêndios ocasionais, ou um manejo de queimadas controladas, podem-se preservar as matas remanescentes de *Pinus lambertiana* na sua forma natural como muitas pessoas admiram (Fig. 29.14b). Relações semelhantes são encontradas em todos os tipos de vegetações onde as queimadas são periódicas, tanto naturalmente como causadas pelo homem.

Após os desastres naturais, a recolonização leva a mudanças sucessionais semelhantes. Por exemplo, em agosto de 1883, uma violenta erupção vulcânica destruiu metade da ilha de Cracatoa, no estreito de Java, cerca de 40 km de Java, Indonésia. A metade restante da ilha foi coberta por uma camada de pedra-pomes e cinza com mais de 31 metros de espessura. Ilhas vizinhas também foram incendiadas, e todos os animais e plantas destas ilhas foram aniquilados. Logo depois, entretanto, a recolonização de Cracatoa começou, e o número esperado de cerca de 30 espécies (baseado no número de espécies que originalmente ocupavam a área) de pássaros terrestres e de água doce foi alcançado em cerca de 30 anos. A recolonização pelas plantas também se processou rapidamente, com um total de mais de 270 espécies catalogadas na ilha de Cracatoa em 1934.

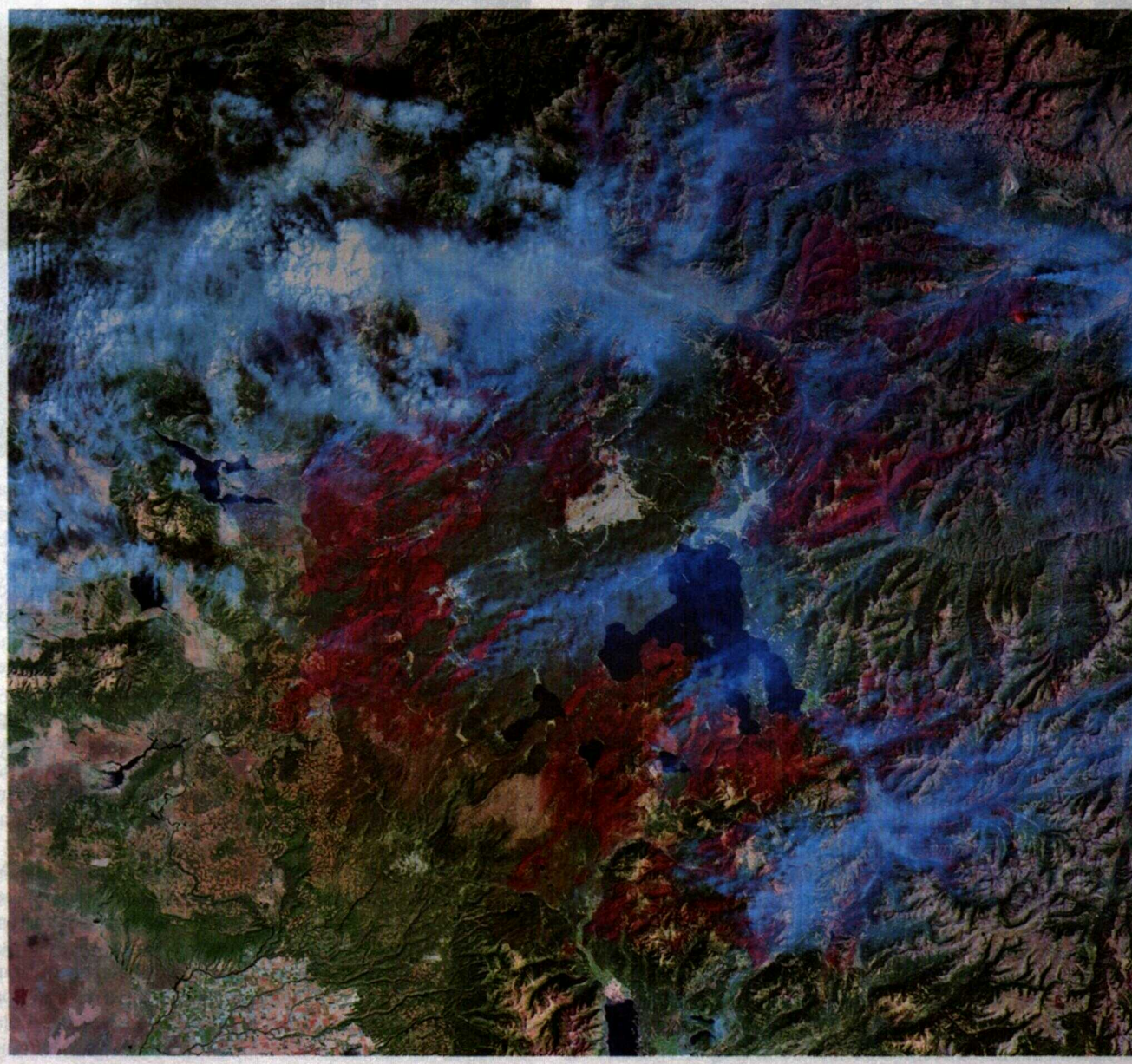
No Estado de Washington, a violenta erupção do Monte Santa Helena, em 18 de maio de 1980, lançou uma grande avalanche de detritos vulcânicos do topo do lado setentrional da montanha para o norte do vale do rio Toutle. Em 15 minutos, mais de 61.000 hectares de florestas e áreas de recreação foram devastados pela forte corrente de ar lateral, que derrubou florestas em cerca de 21.000 hectares e matou árvores e outras plantas, mas deixando-as em pé em outros 9700 hectares. Além disso, a erupção de nove horas cobriu toda a área com mais de meio metro de cinza, pedra-pomes e rochas pulverizadas pela forte corrente de ar (Fig. 29.15).

A Grande Queimada de Yellowstone

Foi um verão excepcionalmente quente e seco em 1988, com as condições mais quentes e mais secas desde o *Dust Bowl* da década de 30. Porém, os responsáveis pelo Parque Nacional Yellowstone estavam confiantes que grandes queimadas não aconteceriam. No entanto, em julho daquele ano, Yellowstone se desfez em chamas. Rapidamente novos focos de fogo apareceram em todas as seções do parque; esse fogo continuou a se espalhar ao longo de agosto e setembro. Áreas de concessões do parque estavam em perigo. Os turistas tinham que ser evacuados. Começou um verdadeiro holocausto. O que tinha dado errado?

O Parque Yellowstone foi estabelecido em 1872 com o objetivo de preservar sua beleza natural, o que incluía proteção contra o fogo. Eventualmente, no entanto, cientistas e responsáveis observaram que existia um decréscimo gradual de certas espécies, como visto por fotografias tiradas no decorrer dos anos. Esta evidência, juntamente com a existência de restos chamuscados de árvores, sugeria fortemente que o fogo era um componente normal do ecossistema de Yellowstone. Em 1972, funcionários do parque iniciaram um programa no qual eles permitiam a ocorrência de focos de incêndio naturais em áreas remotas sem interferência. O programa foi subseqüentemente estendido por todo o parque, com exceção de 5% da área total — locais onde havia ocupação humana. Esta política foi amplamente encarada como um verdadeiro sucesso.

Por volta de outubro de 1988, 4300 quilômetros quadrados jaziam chamuscados, e em nenhuma parte do parque se podia localizar um ponto privilegiado onde não existissem sinais



visíveis de dano pelo fogo. Ventos secos, soprando a mais de 100 quilômetros por hora, tinham frustrado os esforços de mais de 9000 bombeiros em controlar o avanço das chamas. Foram estes estragos resultado de uma quantidade anormal de biomassa em árvores e arbustos? Poderia ter sido evitado por queimadas controladas?

Cicatrizes de fogo entre os anéis de crescimento de *Pinus contorta* indicaram que todos os locais em Yellowstone tinham sido queimados naturalmente a cada 20 a 25 anos, com uma ampla gama de variação. *Pinus contorta*, assim como outras espécies de pinheiros, é adaptado ao fogo. Seus estróbilos se abrem somente com um calor intenso, e suas sementes germinam melhor depois do fogo; se beneficiam quando as árvores adultas que bloqueiam a luz são mortas; e crescem a partir dos nutrientes deixados pela queima de acículas dos pinheiros. As lindas formações uniformes de *Pinus contorta* que são uma característica tão marcante do Parque Nacional de Yellowstone são uma conseqüência direta e um reflexo de queimadas periódicas catastróficas.

Em altas elevações, com climas mais frios, incêndios principalmente pequenos aconteceram quase a cada década. Nestas áreas onde não existiram queimadas significativas, *Pinus contorta* foi substituído por outras espécies de árvores, tais como *Abies lasiocarpa*, uma espécie subalpina, e *Picea engelmannii*. Estas espécies normalmente sucedem *Pinus contorta* a partir de cerca de 150 anos após a queimada e tornam-se dominantes durante o século seguinte. À medida que as plantas originais de *Pinus contorta* morrem, entretanto, o dossel da floresta se torna desigual, com muitas aberturas, e é altamente inflamável. Queimadas que ocorrem nos primeiros estágios de sucessão são normalmente menores; entretanto, com a floresta mais desenvolvida, as queimadas são extensivas e altamente destrutivas.

Em Yellowstone, o fogo normalmente ocorre e as comunidades clímax de *Abies* e *Picea* são muito raras. A grande queimada de 1988 parece ter sido semelhante a uma série de queimadas que ocorreram por volta de 1700 e talvez devessem ser vistas como uma característica natural dessa área. Maiores esforços de suprimir as queimadas na área de Yellowstone podem simplesmente ter retardado este ciclo natural por alguns anos.

De qualquer modo, a grande queimada de 1988 parece não ter tido nenhum efeito duradouro sobre o ecossistema. Prados viçosos alimentam búfalos e cervos saudáveis. Tremossos multicolores ajudam a repor o nitrogênio perdido do solo. Plantas de *Pinus contorta* crescem vagarosamente em Yellowstone. Em 30 anos, estas plântulas estarão com 2 a 4 metros de altura; talvez daqui a 80 ou 100 anos, as florestas começarão a ficar semelhantes àquela que se queimou em 1988. Em dois ou três séculos, um estágio poderá já estar estabelecido para uma repetição dos eventos que ocorreram no final do verão daquele ano. Até lá, a curiosidade acerca da recuperação do ecossistema de Yellowstone a partir da grande queimada vem provocando um grande estímulo para o turismo, e as pessoas vêm visitando a área em números recordes.

Em termos de manejo, a continuidade de um programa no qual as queimadas são permitidas é claramente uma estratégia apropriada para a manutenção dos ecossistemas naturais de Yellowstone, porém a área total — como todas aquelas áreas protegidas — é tão limitada que não se podem permitir queimadas de forma totalmente descontrolada. Elas afetam um número demasiadamente grande de interesses, tanto dentro das áreas protegidas quanto além de seus limites, para serem tratadas com completa passividade. Cientistas e responsáveis estão agora estudando constantemente a possibilidade de queimadas periódicas em áreas próximas a habitações humanas para reduzir a quantidade de combustível natural. A luta entre os interesses humanos e de continuidade da natureza permanece. Neste contexto, o fogo é visto claramente como um exemplo de uma influência importante e natural, afetando um ecossistema aparentemente intocado.

(b)

(a) *Imagem de satélite da área de Yellowstone no pico de atividade do incêndio, 8 de setembro de 1988. O vermelho denota a área dentro do perímetro da queimada, e o verde identifica a área de vegetação não afetada. O Lago Yellowstone é a forma azul escura à direita, logo abaixo do centro.* (b) *Regeneração próxima ao Parque Elk em Yellowstone, um ano depois da queimada.*

(a)

(b)

29.14
(a) *Quando o fogo se espalha por uma floresta, a recolonização — com regeneração a partir da vegetação vizinha e não incendiada — é iniciada. Algumas plantas produzem brotos na base, outras formam-se abundantemente a partir de sementes na área queimada. Em um grupo de pinheiros, os estróbilos não se abrem para liberar suas sementes enquanto não forem expostos ao fogo.* (b) *Pinheiros* (Pinus lambertiana) *no Parque Nacional de Yosemite, na Califórnia. Com a prevenção das queimadas na floresta por iniciativa humana, os pinheiros estão sendo substituídos por outras árvores, tais como* Abies concolor, *árvores vistas aqui crescendo na base de árvores de* Pinus lambertiana.

(a)

(b)

(c)

(d)

29.15
A mais recente e violenta erupção do Monte Santa Helena, no Estado de Washington, aconteceu em 18 de maio de 1980. (a) *O que tinha sido uma floresta produtiva de* Pseudotsuga menziesii, Tsuga heterophylla, Abies amabilis *e* A. procera *foi varrida por uma forte corrente lateral de ar.* (b) *Numa área de mais de 60 quilômetros quadrados, foi depositada uma profunda camada de detritos vulcânicos.* (c) *Durante o verão de 1981, muitas plantas perenes, como* Epilobium angustifolium, *mostrado aqui, rebrotaram de uma área desmatada coberta de cinzas em colinas íngremes, onde a erosão removeu a camada superior de cinzas. Embora exista uma floresta derrubada ao fundo, a área de rebrotamento luxuriante é uma antiga área desmatada onde* Epilobium angustifolium *se tornou bem estabelecido antes da erupção.* (d) Pseudotsuga menziesii *e muitas outras plantas com sementes dispersas pelo vento recolonizaram áreas que tinham sido tão profundamente cobertas por detritos vulcânicos que as plantas abaixo delas foram mortas. Esta fotografia foi tirada em 1984.*

No entanto, seres vivos começaram a reaparecer nas montanhas atingidas quase que imediatamente, com plantas brotando através dos detritos vulcânicos na primavera seguinte. Grande parte dos detritos foi rapidamente erodida, e sementes e frutos dispersos pelo vento foram trazidos de volta para a área. Tal tipo de dispersão foi especialmente importante em áreas que haviam sido cobertas pelas avalanches de detritos, que foram tão profundas a ponto de matar as plantas sepultadas abaixo delas; foi também importante o reaparecimento de plantas sobre as lavas vulcânicas. Muitos animais pequenos também sobreviveram, tanto escondidos debaixo da terra como em lagos e riachos, e vertebrados terrestres rapidamente voltaram para a área. Os fenômenos de erupção do Monte Santa Helena foram separados por períodos de apenas 100 a 500 anos nos últimos 35 séculos, e tanto os danos vulcânicos quanto a recuperação de seus efeitos, que os cientistas foram capazes de observar nos primeiros anos da década de 1980, foram típicos de fenômenos naturais que periodicamente atingem os sistemas vivos em áreas vulcânicas.

Uma propriedade geral dos processos de sucessão é que, se os fatores climáticos permanecerem constantes, o processo de sucessão seria, ao final, lento e quase se interromperia, culminando em uma **comunidade clímax**. Este tipo de comunidade é autoperpetuante; suas características estão relacionadas a condições climáticas específicas nas quais ela é produzida. Uma comunidade clímax, no entanto, é um conceito teórico que serve principalmente como um ponto de referência em oposição ao qual se pode medir a mudança da comunidade. Na realidade, as condições climáticas freqüentemente mudam, distúrbios naturais tais como furacões e deslizamentos ocorrem, e animais modificam a natureza das comunidades em mudança. As comunidades que se desenvolvem em um determinado lugar refletem um balanço de muitos fatores ambientais diferentes.

Com a espécie humana se tornando cada vez mais numerosa, e seus impactos sobre o ecossistema correspondentemente mais profundos, a ciência da **ecologia da restauração**, que se preocupa em entender melhor o processo de sucessão e usar seus princípios para o restabelecimento de comunidades naturais, se tornará cada vez mais importante. Freqüentemente não se trata simplesmente de recriar comunidades naturais assim que elas tenham sido destruídas; no entanto, o processo tem grande significado para um mundo cada vez mais superpovoado.

Embora a erupção do Monte Santa Helena tenha fornecido um exemplo recente e muito dramático de um distúrbio natural e ensejado os primeiros estágios de sucessão, estes fenômenos são típicos de todas as comunidades e ocorrem em todo o mundo. Distúrbios e sucessão são dois fatores importantes que explicam a extensão plena da diversidade de vida na terra.

Resumo

Os biomas são grandes complexos terrestres de organismos que são caractèrizados por diferentes tipos de vegetação e clima. Os aspectos específicos de crescimento são característicos das plantas dominantes de cada bioma. Os ecossistemas são sistemas auto-suficientes que incluem o agrupamento de organismos vivos juntamente com os elementos abióticos (físicos) do ambiente com que eles interagem. As comunidades consistem em todos os organismos que vivem em uma dada área, ou em um subgrupo destes organismos que é definido para um propósito particular.

Algumas das relações que ocorrem nas comunidades podem ser agrupadas em três categorias: mutualismo, competição e relações planta-herbívoro (e planta-patógeno). No mutualismo, duas populações interagem para o benefício de ambas. Exemplos incluem os liquens, associações do tipo micorriza, entre fungos e raízes de plantas, e as relações entre as angiospermas e seus polinizadores e dispersores de frutos e sementes. Nas acácias *bull's horn* da América Latina, os espinhos são habitados por formigas especializadas que obtêm seu alimento das plantas e as protegem da maioria dos herbívoros e da competição com outras plantas.

Interações competitivas são encontradas entre a maioria das espécies de plantas que crescem juntas e também entre muitas plantas isoladas. O princípio da exclusão competitiva estabelece que quando duas espécies de organismos que ocorrem juntos competem pelo mesmo fator limitante, ao final apenas um deles sobreviverá naquela área. Um dos tipos mais importantes de competição é aquela por luz; freqüentemente as plantas com maior taxa de crescimento, comparativamente a outras espécies no mesmo ambiente, serão os competidores de maior sucesso naquele ambiente. As plantas também desenvolveram armas químicas com as quais competem agressivamente com plantas vizinhas, e tais relações alelopáticas também podem afetar a composição da comunidade. Finalmente, as plantas freqüentemente competem por polinizadores e por dispersores de sementes; essa competição pode ter um profundo impacto sobre a reprodução e a abundância de diferentes espécies, a longo prazo.

As plantas reagem aos efeitos dos herbívoros, os quais limitam o potencial reprodutivo das plantas, pelo desenvolvimento de espinhos, folhas duras e estruturas semelhantes ou alterações estruturais, e, o que é mais importante, defesas químicas. Um inseto ou outro herbívoro que tenha superado uma defesa química não somente tem à sua disposição uma nova fonte alimentar, freqüentemente quase que exclusiva, como poderá também utilizar as substâncias tóxicas produzidas pelas plantas para assegurar um certo grau de proteção contra seus próprios predadores.

Um ecossistema consiste em elementos não-vivos e em dois tipos de elementos vivos — autótrofos e heterótrofos. Entre os heterótrofos estão os consumidores primários, ou herbívoros; os consumidores secundários, ou carnívoros e parasitas; e os decompositores. Os organismos encontrados nestes níveis são membros das cadeias alimentares ou teias alimentares.

As propriedades dos ecossistemas foram bem estudadas, principalmente sob forma experimental, em Hubbard Brook, em New Hampshire, onde foi demonstrado que comunidades naturais não perturbadas controlam a ciclagem de nutrientes, mas que o controle tende a ser perdido quando o ecossistema é perturbado. A energia flui através do ecossistema, com 1% ou menos da energia luminosa incidente sendo convertida em energia química pelas plantas verdes. Quando estas plantas são consumidas, menos de 20% da sua energia potencial é armazenada no próximo nível trófico; uma eficiência semelhante caracteriza a transferência a níveis superiores na cadeia alimentar. As quantidades de energia remanescente depois de várias transferências são tão pequenas que as cadeias alimentares raramente têm mais que três ou quatro elos. Na maioria dos ecossistemas, mais energia, biomassa e indivíduos ocorrem nos níveis tróficos inferiores, levando ao fenômeno conhecido como pirâmides de energia, de massa e de números.

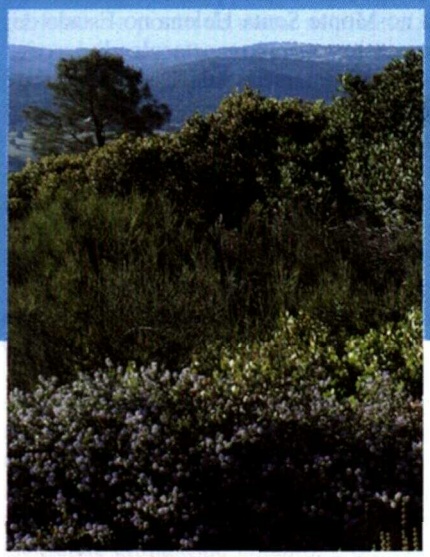
A sucessão ocorre em áreas naturalmente abertas, tais como lagos, charcos ou prados em uma região de floresta, e também após uma área ter sido desmatada por meios naturais ou artifici-

ais. No curso da sucessão, as espécies de animais e plantas na área mudam constantemente, sendo algumas características, por exemplo, somente dos primeiros estágios sucessionais. A formação e repovoamento de clareiras criadas por distúrbios naturais desempenham um papel-chave no processo de sucessão e na manutenção da diversidade de espécies em várias comunidades de floresta. As espécies pioneiras que aparecem quando as clareiras são formadas crescem rapidamente sob condições de muita luminosidade e têm outras características diferentes daquelas das árvores que dominam a floresta adulta. Eventualmente, a sucessão pode resultar na produção de uma comunidade clímax, que se reproduz indefinidamente, a não ser que haja grandes mudanças ambientais.

As queimadas desempenham um papel muito importante na dinâmica de muitos ecossistemas, como na manutenção das florestas de *Pinus lambertiana* em Sierra Nevada, na Califórnia. A sucessão após erupções vulcânicas, tais como aquela de Cracatoa em Java em 1883, ou aquela no Monte Santa Helena no Estado de Washington, em 1980, fornece um exemplo espetacular do processo, tendo sido estas áreas exaustivamente estudadas.

CAPÍTULO 30

Os Biomas



(a)

(b)

30.1
Regiões com invernos moderados e verões longos e secos são freqüentemente dominadas por arbustos espinhosos, com folhas largas, espessas e sempre verdes. Esta vegetação, conhecida formalmente como mediterrânea, recebeu uma variedade de nomes locais. (a) Na América do Norte, ela é conhecida por chaparral, como visto aqui no sul da Califórnia. (b) Nas regiões mediterrâneas, ela é conhecida como maquis, como visto aqui na ilha grega de Corfu. Ainda que as plantas destas duas áreas não sejam bem relacionadas, elas fortemente se assemelham em seus padrões de crescimento e aparência.

Você já está familiarizado com muitos dos vastos biomas da Terra — a tundra, com suas manadas de caribus; as florestas temperadas decíduas, sem folhas no inverno mas com uma explosão de vida na primavera; e os desertos, com seus cactos e outras plantas suculentas e espinhosas, por exemplo. Definindo em termos ecológicos, um **bioma** é um conjunto de ecossistemas terrestres, climaticamente controlados, que são caracterizados por uma vegetação própria e entre os quais existe um intercâmbio de água, nutrientes, gases e componentes biológicos, incluindo pessoas. As plantas e animais que ocorrem em determinados biomas têm formas de crescimento características e outras adaptações que evoluíram de acordo com climas particulares. É devido a estas formas comuns de crescimento que podemos reconhecer biomas como savanas ou desertos onde quer que eles ocorram, muito embora os organismos individuais de um bioma em uma região sejam muitas vezes completamente diferentes daqueles do mesmo bioma em outra região, tendo adquirido características semelhantes como resultado de evolução paralela. Um único bioma ocupa grandes áreas da superfície da Terra e usualmente ocorre em mais de um continente (Fig. 30.1). Biomas podem ser classificados de várias maneiras, porém as categorias que são discutidas neste livro (Fig. 30.2) fornecem uma base para uma discussão geral sobre a vegetação de todo o mundo.

A Vida sobre a Terra

As plantas terrestres enfrentam uma variedade de problemas. Em muitas regiões elas estão sujeitas a seca periódica e a rápidas variações diárias e sazonais de temperatura. Elas têm que sobreviver nas estações não favoráveis ao seu crescimento, freqüentemente devem crescer em substratos de composição mineral desfavorável e estão submetidas à ação da gravidade (a qual afeta os organismos terrestres muito mais fortemente que os organismos aquáticos).

No entanto, viver na terra traz algumas vantagens; o oxigênio é mais uniformemente distribuído no ar do que na água, e o dióxido de carbono é mais prontamente disponível.

A distribuição dos biomas resulta de três tipos de fatores físicos: (1) a distribuição do calor do sol e a relativa sazonalidade

das diferentes porções da terra; (2) padrões globais de circulação de ar (Fig. 30.3), particularmente as direções nas quais prevalecem os ventos carregados de umidade; (3) alguns fatores geológicos tais como a distribuição das montanhas e suas alturas e orientações. Todos estes fatores interagem para produzir os padrões variáveis de vegetação na face da Terra e explicam as diferenças na produtividade nas diferentes regiões geográficas (Fig. 30.4).

As áreas terrestres do mundo são descontínuas, e essa separação das massas de terra tem um efeito importante na distribuição dos organismos. Além disso, existem freqüentemente nítidas diferenças na precipitação, no substrato, no clima e em outros fatores, comparando-se diferentes locais terrestres. Tais diferenças significam que a distribuição de qualquer tipo particular de organismo terrestre é provavelmente muito mais limitada que aquela de um organismo de tamanho e mobilidade semelhantes no mar (Fig. 30.5).

MODIFICAÇÕES LOCAIS NO CLIMA

Plantas e comunidades vegetais variam com a latitude de seus ambientes. Por exemplo, a temperatura atmosférica média decresce com o aumento da latitude. Em termos de média anual, a temperatura atmosférica mais quente não é encontrada no equador, mas a 10° de latitude norte; somente durante janeiro o equador é o paralelo mais quente. Em julho, o paralelo mais quente em latitude é 20° norte. O Hemisfério Norte como um todo tem maior temperatura média anual que o Hemisfério Sul, devido às maiores superfícies terrestres no Norte. A temperatura média anual no equador é 26,30°C; a 40° de latitude norte é 14°C; e a 40° de latitude sul é 12,4°C.

Assim como se podem encontrar baixas temperaturas viajando ao Norte ou ao Sul do equador, também se podem encontrar essas temperaturas quando se atingem altas elevações. Em geral, uma mudança na temperatura atmosférica média, correspondente a um aumento na latitude de 1°, ocorre com cada incremento de aproximadamente 100 metros na altitude. Esta relação tem conseqüências importantes para a distribuição dos organismos terrestres. Por exemplo, plantas e animais característicos de regiões árticas podem aproximar-se ou até alcançar o equador em altas altitudes, particularmente em cadeias de montanhas que se orientam para o norte e para o sul (Fig. 30.6).

Existem, entretanto, diferenças importantes entre habitats de altas latitudes e de altas altitudes. Nas montanhas, o ar é mais limpo e a radiação solar é mais intensa. A maior parte do vapor de água na atmosfera — o qual desempenha um papel importante em evitar que o calor se irradie da Terra à noite — ocorre abaixo de 2.000 metros. Conseqüentemente, as noites são freqüentemente mais frias nas montanhas que em baixas altitudes na mesma latitude. Além disso, na região ártica ou na antártica, o comprimento do dia varia consideravelmente, de 24 horas de sol no verão no extremo norte e sul até 24 horas de escuridão no inverno, enquanto no equador o comprimento do dia varia pouco, sendo de 12 horas por dia durante todo o ano. A variação da temperatura é da mesma forma bem maior longe do equador. Aqueles organismos "árticos" ou "antárticos", que estendem suas distribuições em direção ao equador em montanhas, precisam fazer ajustes fisiológicos para tais diferenças entre ambientes de altas latitudes (árticas e antárticas) e altas altitudes (alpinas).

Existem, freqüentemente, pronunciadas variações de temperatura de vertente a vertente numa determinada montanha. Em latitudes médias do Hemisfério Norte, por exemplo, as vertentes mais ao sul e mais a oeste das montanhas são freqüentemente mais secas e quentes que as mais ao norte e ao leste. Isto se deve ao fato de as vertentes ao norte não receberem luz solar direta, e as vertentes ao leste receberem luz solar apenas pelas manhãs, quando é mais frio e a radiação solar é menos intensa. As nuvens que se formam nas manhãs freqüentemente se dissipam à tarde, aumentando este efeito. Devido às interações que acabaram de ser descritas, a vertente mais seca de uma montanha no Hemisfério Norte é usualmente aquela orientada para sudoeste. (Qual você espera ser a vertente mais seca de uma montanha no Hemisfério Sul?) Pelas mesmas razões, musgos e liquens crescem com mais freqüência, ou estão mais desenvolvidos, no lado nordeste das árvores do hemisfério Norte, levando a um ditado conhecido que diz como se orientar ao tentar encontrar um caminho nas florestas. Esta correlação é válida, entretanto, somente em situações suficientemente úmidas e bem iluminadas.

Como resultado das complexas interações entre as variações das condições locais, a distribuição dos biomas não é o que esperaríamos se a Terra fosse uma perfeita esfera. Além disso, maiores desvios nos tipos de vegetação ocorreram no passado, afetando profundamente o tipo de vegetação que vemos hoje. Nas páginas seguintes, alguns exemplos são fornecidos sobre os meios pelos quais o clima, a topografia e o tipo de solo interagem no controle da distribuição dos biomas. Discutiremos os 17 biomas apontados no mapa na Fig. 30.2 sob as seguintes características: florestas pluviais, savanas e florestas tropicais decíduas (incluindo savanas, florestas mistas subtropicais, florestas de monções, florestas tropicais mistas, formações lenhosas e escrubes meridionais); desertos (incluindo desertos e semidesertos, e savana de juníperos); campos; florestas temperadas decíduas; florestas mistas temperadas e de coníferas (incluindo as florestas mistas da Costa Ocidental, florestas temperadas mistas, tundra alpina e florestas montanas); escrubes mediterrâneos; taiga; e tundra ártica (incluindo tundra ártica e deserto polar).

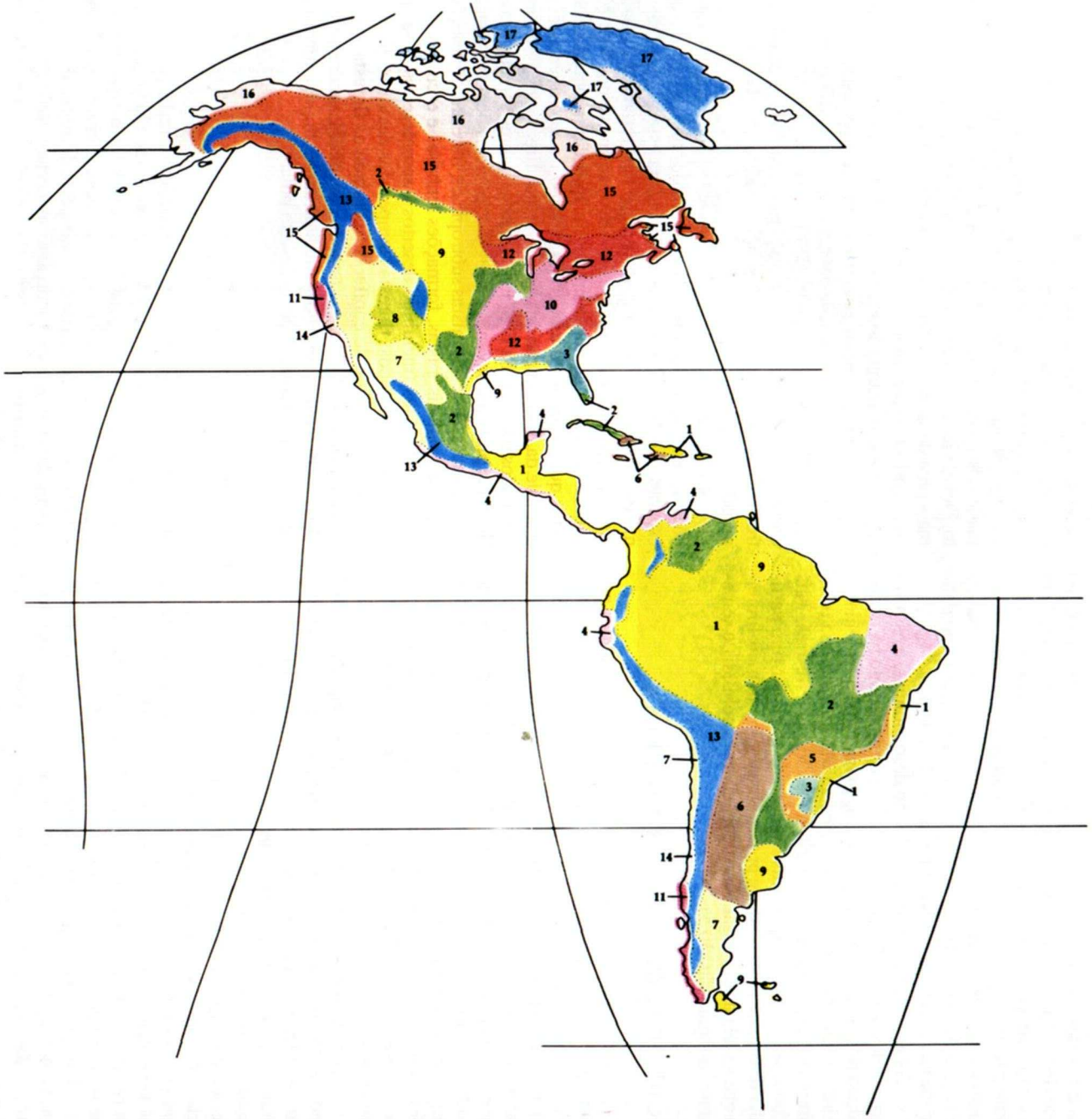
Florestas Pluviais

Mais espécies de plantas e animais vivem nas florestas pluviais tropicais que em todo o restante dos biomas do mundo juntos. Nem a água nem a temperatura são fatores limitantes durante qualquer parte do ano. Ainda que existam muitas espécies, existem usualmente poucos indivíduos por espécie; uma espécie de árvore pode ser representada por somente um indivíduo por hectare. Não apenas existe um grande número de espécies nas florestas pluviais tropicais, como suas inter-relações são mais complexas que aquelas entre plantas e animais em qualquer outro bioma (Fig. 30.7).

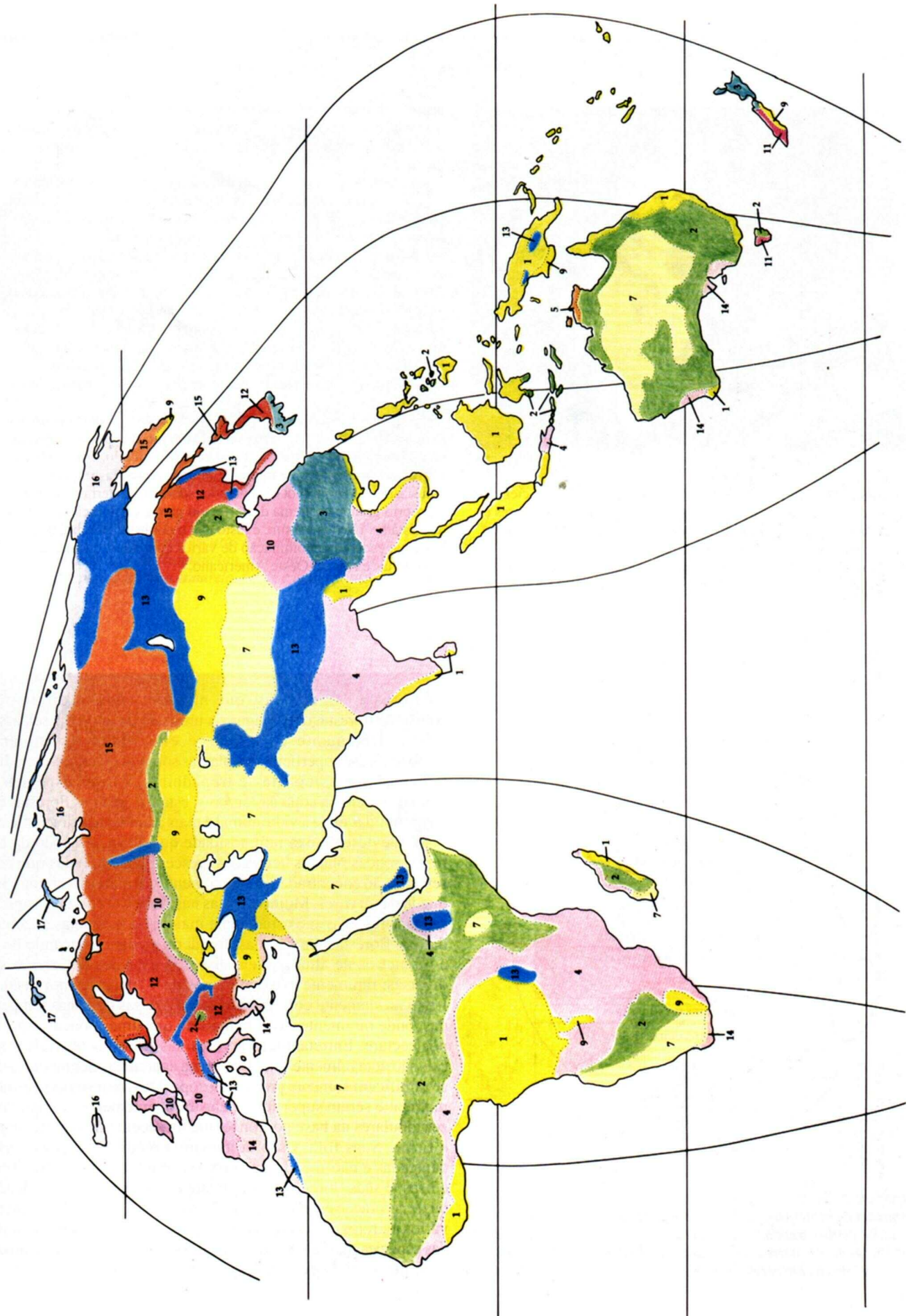
As florestas pluviais tropicais são dominadas por árvores sempre verdes de folhas largas. Pouca luz penetra até o chão destas florestas, e a pluviosidade é geralmente entre 200 e 400 centímetros por ano. Existe pouco acúmulo de fragmentos orgânicos; os decompositores rapidamente degradam as folhas, caules e os corpos de animais no clima constantemente quente e úmido. Os nutrientes liberados por esta decomposição são rapidamente absorvidos por micorrizas ou são lixiviados do solo pela chuva. Ainda que haja uma notável variação na precipitação de mês a mês, não existe uma pronunciada estação seca.

Geralmente, as plantas nas florestas pluviais tropicais não desenvolveram mecanismos particulares que permitam a elas sobreviver a estações desfavoráveis de seca e frio. Quase todas as plantas são arbóreas, e trepadeiras lenhosas também são abundantes. Existe uma grande flora de **epífitas**, que crescem nos ramos de outras plantas na zona iluminada bem acima do chão

30.2
A distribuição dos biomas pelo mundo. Os biomas reconhecidos são indicados na legenda. Este mapa foi especialmente preparado para este livro por A. W. Küchler, da Universidade de Kansas. Devido à abrangência global do mapa, sua escala é relativamente pequena e seu conteúdo generalizado. Por esta razão, os vários biomas mostrados nem sempre são altamente uniformes; todos eles incluem variações consideráveis na vegetação. Os limites entre os biomas podem ser claros, porém mais freqüentemente são confusos, consistindo muitas vezes em zonas amplas de transição de um tipo de bioma para outro.



1 FLORESTAS PLUVIAIS
2 SAVANAS
3 FLORESTAS SUBTROPICAIS MISTAS
4 FLORESTAS DE MONÇÕES
5 FLORESTAS TROPICAIS MISTAS
6 FORMAÇÕES LENHOSAS E ESCRUBES MERIDIONAIS
7 DESERTOS E SEMIDESERTOS
8 SAVANA DE JUNÍPEROS
9 CAMPOS
10 FLORESTAS TEMPERADAS DECÍDUAS
11 FLORESTAS MISTAS DA COSTA OCIDENTAL
12 FLORESTAS TEMPERADAS MISTAS
13 TUNDRA ALPINA E FLORESTAS MONTANAS
14 ESCRUBE MEDITERRÂNEA
15 TAIGA
16 TUNDRA ÁRTICA
17 DESERTO POLAR
18 CAATINGA

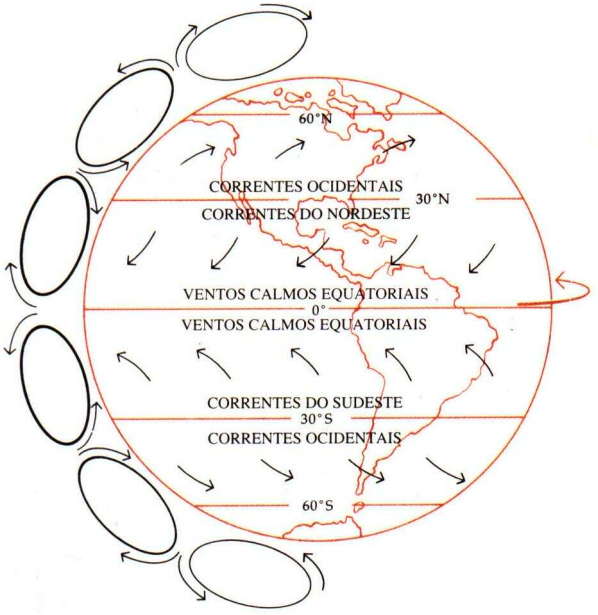


Alexander von Humboldt

Alexander von Humboldt (1769-1859) foi talvez o maior cientista viajante que existiu e foi certamente um dos maiores escritores e cientistas de sua era. Nascido na Alemanha, Humboldt percorreu quase todo o interior da América Latina entre 1799 e 1804 e escalou algumas de suas montanhas mais altas. Explorando a região entre o Equador e o México central, Humboldt foi o primeiro a reconhecer a inacreditável diversidade de vidas tropicais e, conseqüentemente, o primeiro a perceber quão vasto é o número de espécies de plantas e animais que deve existir no mundo.

Nas suas viagens, Humboldt ficou impressionado com o fato de as plantas tenderem a ocorrer em grupos repetidos, ou comunidades, e onde quer que haja condições semelhantes — relacionadas ao clima, solo ou interações biológicas — grupamentos semelhantes de plantas aparecem. Ele também descobriu um segundo princípio fundamental — a relação entre altitude e latitude. Ele descobriu que escalar uma montanha nos trópicos é análogo a viajar longas distâncias ao norte (ou ao sul) do equador. Humboldt ilustrou este ponto com seu bem conhecido diagrama de zona de vegetação no Monte Chimborazo, no Equador, o qual ele escalou. Nesta montanha, ele alcançou a maior altitude registrada que qualquer pessoa tenha alcançado até aquela data.

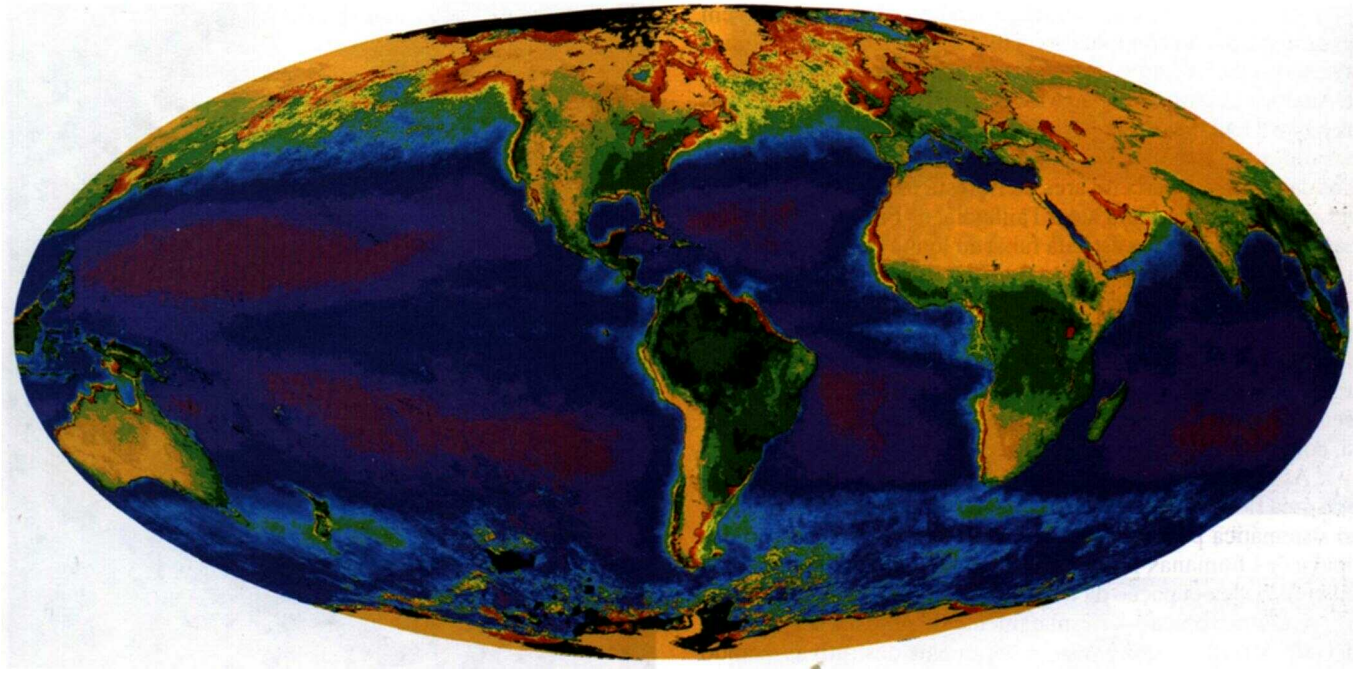
Ao deixar a América Latina em 1804, Humboldt visitou os Estados Unidos por oito semanas. Ele passou três destas semanas como hóspede de Thomas Jefferson em Monticello, conversando sobre muitos assuntos de interesse mútuo. Acredita-se que o entusiasmo de Humboldt em aprender sobre novas terras encorajou o próprio grande esquema de Jefferson para a exploração do Oeste dos Estados Unidos. Assim, é justo que o nome de Humboldt seja homenageado na denominação de vários condados, cadeias de montanhas e rios no Oeste Americano.



30.3
A superfície da Terra é coberta por faixas de correntes de ar, que determinam os principais padrões de vento e chuva. O ar ascendente no equador perde a umidade na forma de chuva, e o ar descendente nas latitudes de 30° norte e sul é responsável pelos grandes desertos encontrados nessas latitudes.

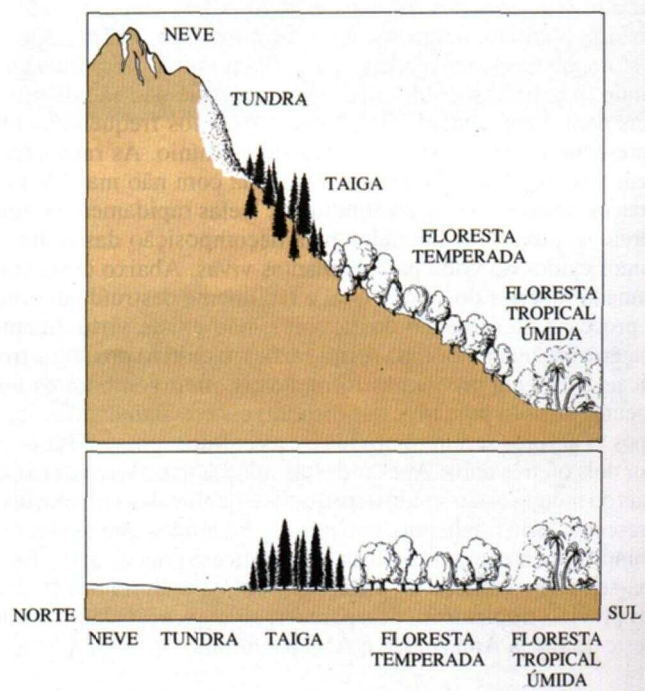
da floresta. As epífitas, que não têm contato direto com o chão da floresta, obtêm água da umidade do ar do dossel, assim como diretamente da chuva, e elas obtêm os minerais da poeira e das superfícies das plantas sobre as quais crescem. Juntamente com as epífitas e trepadeiras, muitas espécies de animais vivem na copa das árvores; esta é a área nas florestas tropicais úmidas onde a vida animal é mais abundante e diversificada.

Devido à baixa luminosidade que alcança o chão da floresta, poucas plantas herbáceas crescem ali, e aquelas que conseguem são encontradas principalmente em clareiras criadas pela queda das árvores. Muitas plantas nas florestas pluviais tropicais são árvores; elas são usualmente maiores que aquelas encontradas em florestas temperadas, freqüentemente alcançando de 40 a 60 metros de altura. Além disso, as espécies de árvores são diversas; raramente existem menos de 40 espécies por hectare. Isto é nitidamente contrastante com florestas de zonas temperadas, onde raramente existem mais do que umas poucas espécies por hectare. Entretanto, as árvores nas florestas pluviais tropicais são notavelmente semelhantes na aparência. Geralmente, elas se ramificam somente próximo à copa. Devido a suas raízes normalmente serem superficiais, elas freqüentemente possuem raízes tabulares na base do tronco que fornecem um suporte amplo e firme. Suas folhas são de tamanho médio, coreáceas, não-denteadas e não-lobadas, e verde-escuras; suas cascas são finas e lisas; e suas flores são geralmente inconspícuas e esverdeadas ou de coloração esbranquiçada. Tais florestas formam geralmente vários estratos, as camadas inferiores consistindo em plântulas das espécies mais altas, juntamente com um número relativamente pequeno de espécies de pouco crescimento.



30.4
A produtividade biológica da Terra, reconstruída a partir de três anos de dados de um satélite da NASA. As florestas úmidas e outras áreas altamente produtivas são verde-escuras e os desertos, amarelos. Mais de dois terços de toda produtividade biológica ocorrem na terra, o restante no mar. A concentração de fitoplâncton, que consiste em protistas fotossintéticos, é representada por uma escala que vai do vermelho (máxima produtividade) para o laranja, amarelo, verde e azul (mínima produtividade).

30.5
Esta pteridófita, Asplenium viride, *está crescendo em fendas de rochas em Sierra Buttes, Sierra County, norte da Califórnia. Ela ocorre em habitats semelhantes ao longo de todo o Hemisfério Norte — através da América do Norte e Eurásia — mas na América do Norte as suas áreas de ocorrência mais próximas de Sierra Buttes estão a 1.000 km de distância, como a região central de Washington e nordeste de Nevada. Em toda sua área de ocorrência,* A. viride *cresce em penhascos em localidades isoladas, alcançando novos lugares através de seus esporos dispersos. Sierra Buttes, entretanto, está longe do limite da área mais contínua de ocorrência da planta, e sua presença lá provê um excelente exemplo da natureza disjunta e dispersa da distribuição das plantas e animais em geral.*

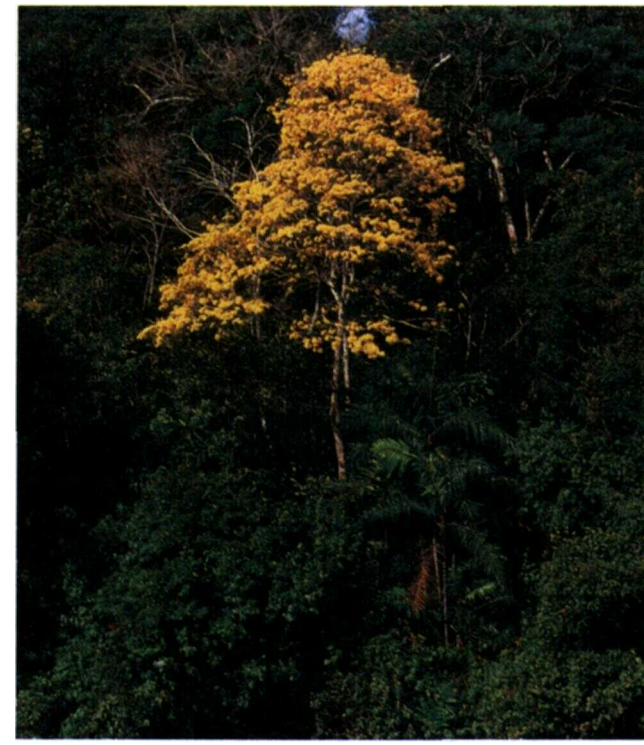


30.6
Podemos ver uma seqüência semelhante de comunidades vegetais se viajarmos ao norte por centenas de quilômetros ou meramente escalarmos uma montanha alta. Esta relação entre altitude e latitude foi primeiramente verificada por Alexander von Humboldt.

As florestas pluviais tropicais são bem desenvolvidas em três áreas principais do mundo. A maior é na Bacia Amazônica na América do Sul, com extensões que abrangem a costa do Brasil, América Central e leste do México, assim como algumas ilhas das Índias Ocidentais. Na África, existe uma grande área de floresta úmida na Bacia do Zaire, estendendo-se ao longo da costa oeste da Libéria. A terceira área de floresta pluvial se estende do Sri Lanka e leste da Índia até a Tailândia, as Filipinas e grandes ilhas da Malásia, e uma estreita faixa ao longo da costa nordeste da Austrália (Fig. 30.2). Na região da América do Norte existe somente no sul do México, em Porto Rico e no lado setentrional de Hispaniola nas Índias Ocidentais (Fig. 30.8). Florestas pluviais temperadas, dominadas por árvores sempre verdes de folhas largas, como aquelas dos trópicos, ocorrem ao longo do lado oriental da Austrália, na Tasmânia e em partes da Nova Zelândia, como mostrado na Fig. 30.2.

As florestas pluviais tropicais formam hoje cerca de metade da área florestal da Terra, mas estão num processo de destruição sistemática pela atividade humana. A rápida expansão das populações humanas nos trópicos, acompanhada dos padrões tradicionais de ocupação da terra, tem tornado as práticas usuais de agricultura tropical — desmatamento da floresta, seguido por um curto período de cultivo — imensamente destrutivas quando praticadas numa escala tão ampla. Muitas espécies de plantas, animais e microrganismos serão extintos no curso desta destruição, como discutiremos no próximo capítulo.

Uma razão para a rapidez com a qual as florestas tropicais se desintegram sob pressão humana tem a ver com a natureza dos solos tropicais. Muitos destes solos estão condicionados a altas e constantes temperaturas, precipitações abundantes, sendo relativamente inférteis. Grande parte de muitos dos nutrientes minerais está localizada nas próprias plantas, não no solo (que é o caso em muitas comunidades temperadas). Mais da metade dos solos dos trópicos é ácido e deficiente em cálcio, fósforo, potássio, magnésio e outros nutrientes. Além disso, o fósforo em tais solos tende a se combinar com o ferro ou o alumínio para formar compostos insolúveis que não são disponíveis para o crescimento da planta, e os solos freqüentemente apresentam níveis tóxicos de íons de alumínio. As raízes tendem a se expandir em uma fina camada com não mais de uns poucos centímetros de profundidade, e elas rapidamente transferem os nutrientes liberados pela decomposição das folhas e ramos caídos de volta para as plantas vivas. Abaixo desta fina camada superior do solo, a qual é facilmente destruída durante o processo de remoção das árvores, não existe virtualmente matéria orgânica. Por todas estas razões, o cultivo dos solos tropicais apresenta problemas formidáveis, muito embora os nutrientes do solo possam estar disponíveis em abundância, logo após as árvores serem removidas, e as culturas possam ser boas por dois ou três anos. Apesar destas relações, as florestas tropicais do mundo estão sendo derrubadas e queimadas em uma taxa crescente, principalmente para produzir campos que se tornam completamente inúteis para a agricultura em poucos anos. Estima-se que no começo do próximo século a maioria das florestas pluviais tropicais irá desaparecer, com exceção daquelas do oeste da Bacia Amazônica e África central.



(a)

30.7
Floresta pluvial tropical. (a) *A diversidade de árvores na floresta, que pode alcançar várias centenas de espécies por hectare, é revelada quando árvores individuais florescem exuberantemente, como este ipê* (Tabebuia chrysantha) *no Panamá.* (b) *Uma árvore de raízes tabulares nas florestas de terras baixas na Tailândia.* (c) Dictyophora duplicata, *um fungo.* (d) *Densa formação de epífitas em uma árvore na Colômbia.* (e) *Uma orquídea crescendo no tronco de uma mangueira no Equador.* (f) *Lianas tais como este maracujá* (Passiflora coccinea), *de flores vermelhas polinizadas por beija-flores, são abundantes nas florestas pluviais tropicais* (g).

Savanas e Florestas Tropicais Decíduas

As savanas consistem em campos com árvores decíduas e sempre verdes esparsas, que podem ocorrer isoladamente ou em pequenos grupos. Algumas savanas são dominadas por árvores, muitas vezes densamente, e outras são dominadas por arbustos. As savanas ocupam a região entre os biomas de florestas tropicais úmidas sempre verdes e de deserto (Fig. 30.9). As árvores de savana são geralmente decíduas e perdem suas folhas na estação seca. Elas cobrem grandes áreas do leste da África (Fig. 30.2), mas também são encontradas nas margens de florestas pluviais, em todos os locais, onde a precipitação é sazonal e limitante. As savanas também ocorrem na região entre as planícies e as florestas temperadas decíduas, assim como na região entre as planícies e a taiga na América do Norte, na maioria do leste do México, Cuba e no extremo sul da Flórida (Fig. 30.10).

As savanas normalmente têm uma precipitação anual muito menor que as florestas pluviais tropicais — freqüentemente na faixa de 90 a 150 centímetros por ano. Existe também uma variação mais ampla na temperatura média mensal, que se deve à seca sazonal e à cobertura vegetal esparsa. O cerrado* que cobre grandes áreas do Brasil pertence ao bioma de savanas. Savanas e comunidades vegetais tropicais e subtropicais, sazo-

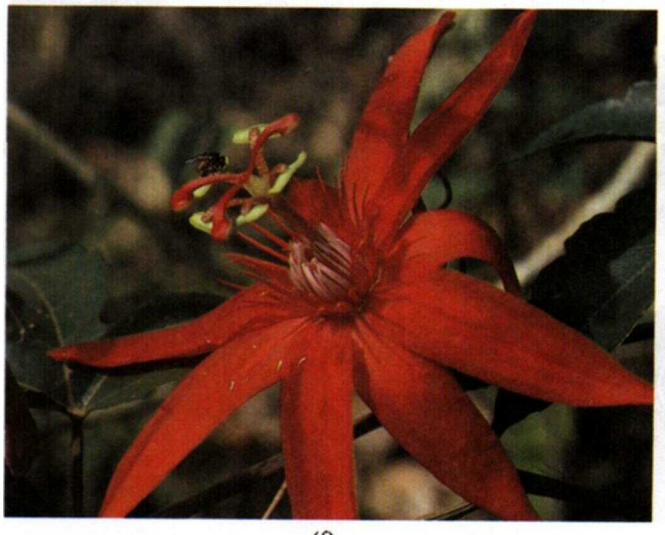
* N.T.: O autor referiu-se ao cerrado como uma "floresta de espinhos"; entretanto, o cerrado não constitui uma "floresta de espinhos", pois sua vegetação não constitui uma floresta, e as plantas do cerrado são raramente espinecentes.

(b)

(c)

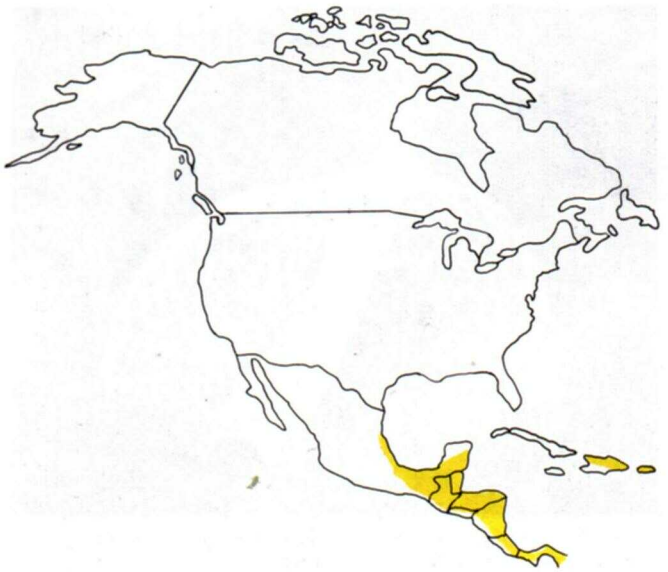
(d)

(e)



(f)

(g)



30.8
Floresta pluvial tropical na América do Norte. Tal floresta também ocorre sobre parte de Hispaniola e Porto Rico nas Índias Ocidentais.

nalmente decíduas, vão gradualmente se convertendo em florestas pluviais tropicais, à medida que a precipitação se torna mais alta e sua distribuição sazonal, mais equilibrada. Corredores de florestas pluviais tropicais (chamados de floresta de galeria) se estendem nas savanas ao longo dos rios. Nas suas margens extremas, setentrionais e meridionais, as savanas e comunidades vegetais relacionadas vão gradualmente se convertendo em desertos.

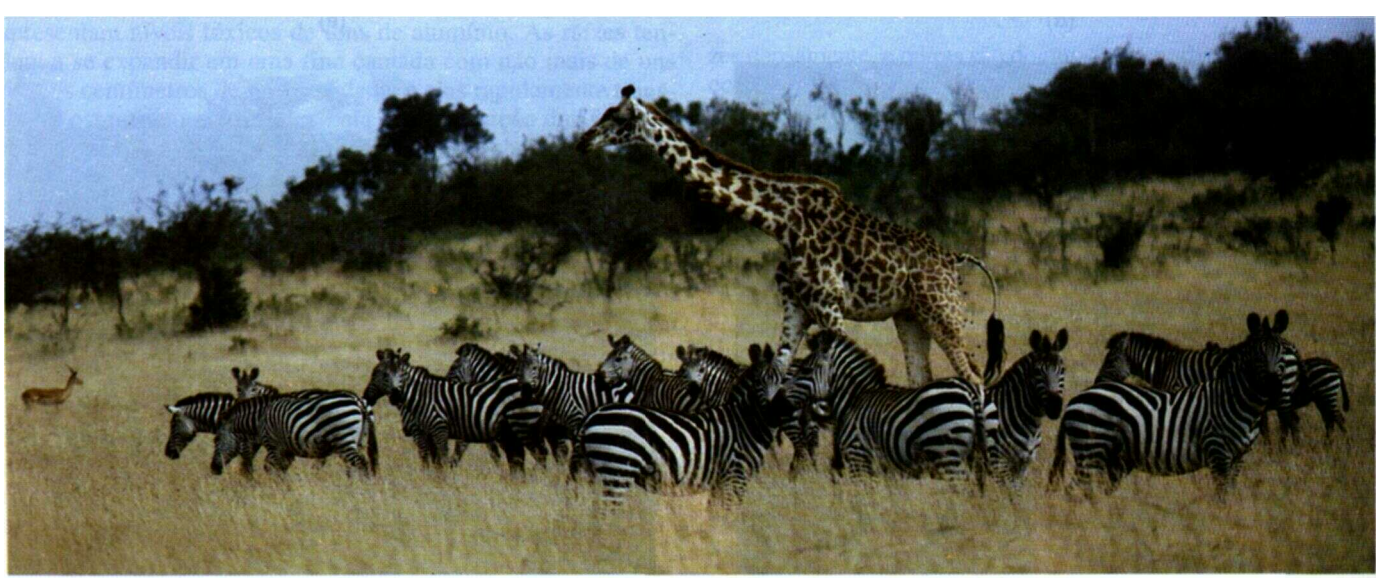
Nas savanas, devido à distribuição esparsa de árvores, o solo é geralmente bem iluminado, e ervas perenes (em sua maioria gramíneas) são comuns. Plantas com órgãos subterrâneos espessos, que são capazes de resistir a queimadas periódicas, são abundantes. Devido à densa cobertura de ervas perenes, possibilitada pela abundante precipitação sazonal, existem poucas ervas anuais. Epífitas também são raras.

As árvores da savana freqüentemente têm casca espessa. Elas são muito ramificadas, mas raramente têm mais de 15 metros de altura. Quase todas são decíduas; elas perdem suas folhas no começo da estação seca e florescem quando estão sem folhas. Suas folhas são geralmente menores que aquelas das árvores sempre verdes das florestas úmidas, e portanto elas perdem menos água por transpiração.

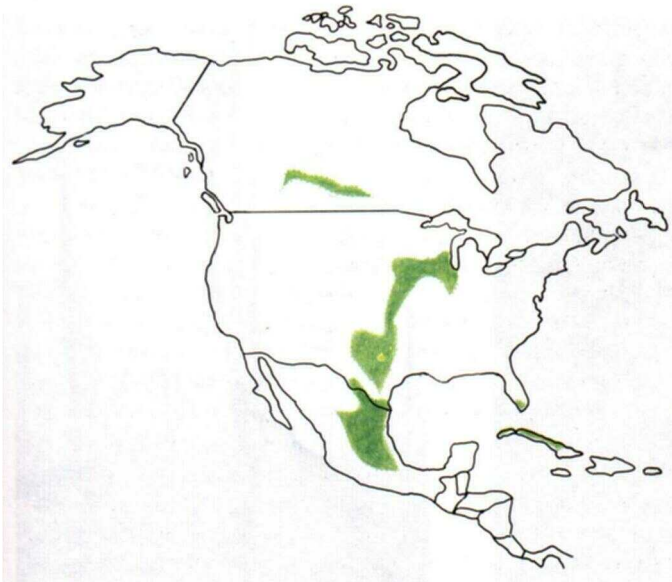
No Sudeste da Ásia, existem extensas áreas de florestas de monções (Fig. 30.2), as quais lembram as savanas por serem sazonalmente secas. Nas florestas de monções, no entanto, a densidade de árvores é muito maior que nas savanas, e as árvores e arbustos são principalmente de folhas largas e decíduas. As florestas de monções são um tipo particularmente bem distribuído de florestas sazonalmente decíduas, e um número de outros tipos é encontrado em diferentes partes dos trópicos. Florestas de monções também são encontradas ao norte da península de Yucatán, no México* (Fig. 30.2). Nas áreas onde tais florestas aparecem, existe uma alta precipitação durante certas épocas do ano, quando os ventos úmidos das monções sopram constantemente vindos do oceano, porém existe também uma estação seca bem definida durante a qual as árvores perdem as suas folhas.

Outros tipos de florestas decíduas e semidecíduas ocorrem nos trópicos e subtrópicos, em áreas onde existe uma pronunciada estação seca. A maior parte da Flórida e extensas áreas em

* N.T.: O autor menciona florestas de monções no leste do Brasil, referindo-se na verdade às caatingas do nordeste brasileiro, as quais não são florestas e não recebem influência de ventos úmidos oceânicos.



30.9
Uma savana no Quênia, com zebras, uma girafa e um impala. A natureza transicional deste bioma, relativa à vegetação característica do bioma de floresta pluvial tropical e do bioma de deserto, é evidente nas gramíneas, arbustos e pequenas árvores vistas aqui. As árvores ao fundo são acácias.

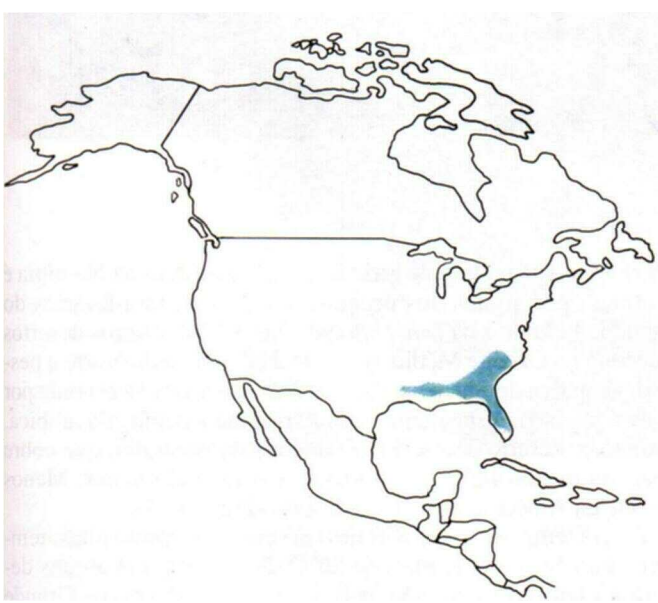


30.10
Distribuição das savanas na América do Norte.

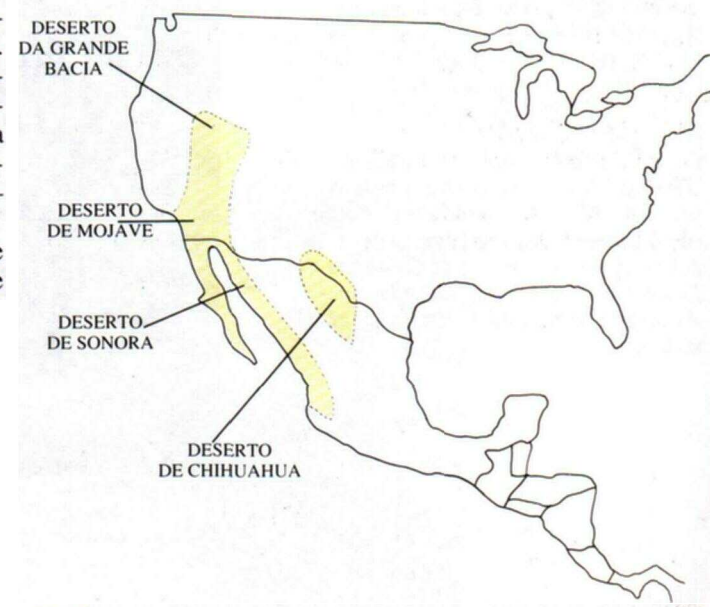
30.12
O pinheiro Pinus elliottii *é uma das espécies de árvores sempre verdes amplamente distribuídas que ocorrem nas florestas subtropicais mistas no sudeste dos Estados Unidos.*

todo o sudeste dos Estados Unidos são cobertas por florestas subtropicais mistas (Fig. 30.11). Nestas florestas, pinheiros (Fig. 30.12) e outras árvores sempre verdes estão misturadas com árvores decíduas; a precipitação ocorre principalmente no verão. Florestas tropicais mistas, nas quais árvores sempre verdes e arbustos são melhor representados que nas florestas mistas subtropicais, ocorrem localmente no leste e no sul do Brasil e norte da Austrália (Fig. 30.2). Comunidades relacionadas — florestas tropicais e subtropicais mistas e formações lenhosas e escrubes — são encontradas na Argentina (Fig. 30.2).

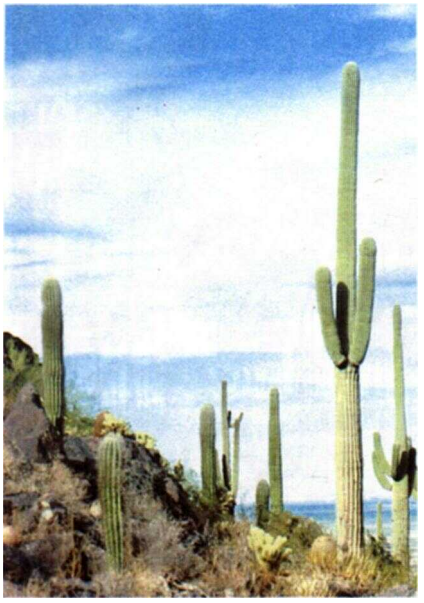
A existência das savanas (Fig. 30.9) e das florestas de monções da África e outras regiões depende em grande parte de



30.11
Distribuição de florestas subtropicais mistas na América do Norte.

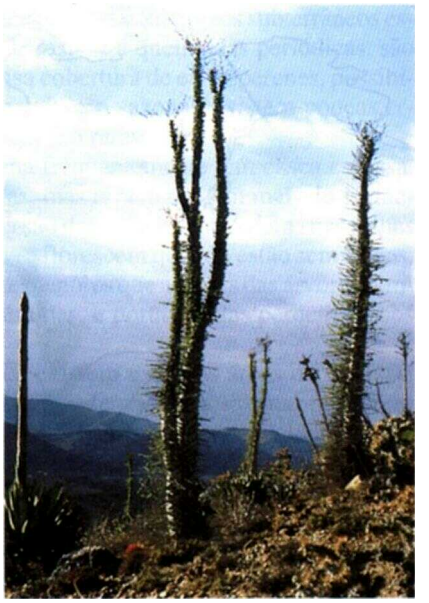


30.13
*Desertos da América do Norte. O deserto de Sonora se estende do sul da Califórnia ao oeste do Arizona e ao sul para o interior do México. Algumas de suas plantas características são mostradas na Fig. 30.14a até c. Ao norte do deserto de Sonora situa-se o deserto de Mojave; uma de suas plantas características é a árvore de Josué (*Yucca brevifolia*; Fig. 30.14d). O deserto de Mojave inclui o Vale da Morte, o ponto mais baixo do continente (90 metros abaixo do nível do mar). O Vale da Morte está a somente 130 quilômetros do Monte Whitney, que, com uma altitude de mais de 4.000 metros, é o ponto mais alto dos Estados Unidos. O deserto de Mojave se funde ao deserto da Grande Bacia, um deserto frio que é margeado pela Sierra Nevada ao oeste e pelas Montanhas Rochosas ao leste. Uma vasta extensão do deserto da Grande Bacia é dominada* por Artemisia tridentata *(Fig. 30.14e) e* Chrysothamnus. *Ao leste do deserto de Sonora está o deserto de Chihuahua.*

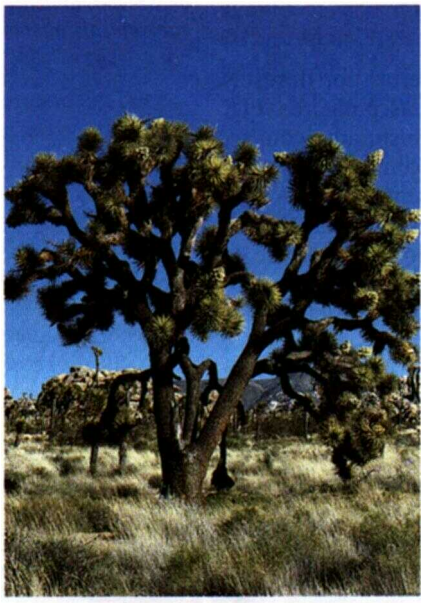


(a)

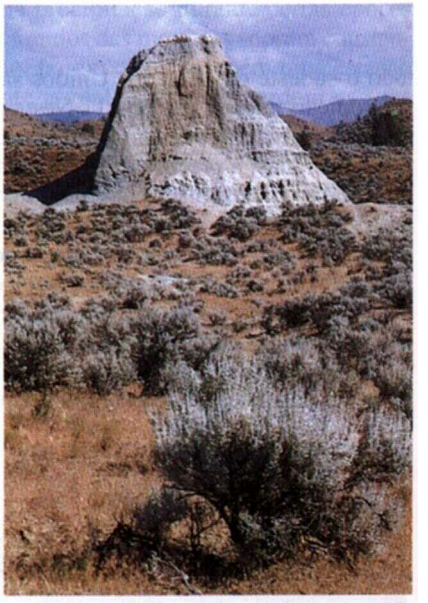
(b)



(c)



(d)



(e)

30.14
Plantas de deserto. (a) *Comunidade de cactos saguaro (*Carnegiea gigantea*) e cactos* barrel (Ferocactus) *no deserto de Sonora, no sul do Arizona.* (b) *Palmeiras de Washington (*Washingtonia filifera*) crescendo ao longo de um riacho no Palm Canyon, no deserto de Sonora, no sul da Califórnia.* (c) *Deserto costeiro da Baixa Califórnia, México, que recebe muito da sua umidade do nevoeiro, dominado por* Fouquieria columnaris, *antigamente chamada* Idria, *e agaves (*Agave shawii*).* (d) *Árvores de Josué (*Yucca brevifolia*) no Monumento Nacional Joshua Tree, no deserto de Mojave, no sul da Califórnia.* (e) *Deserto da Grande Bacia, dominado por* Artemisia tridentata, *na Bacia John Day, no leste de Oregon*

queimadas periódicas. O inverno é longo e quente, e as pessoas freqüentemente queimam a planície para estimular o brotamento de novas gramíneas para sustentar os rebanhos domésticos.

Desertos

Os grandes desertos do mundo estão localizados em zonas de alta pressão atmosférica que ladeiam os trópicos a cerca de 30° de latitude norte e 30° de latitude sul, e eles se estendem em direção aos pólos para o interior dos grandes continentes (Fig. 30.2). Muitos desertos recebem menos de 20 centímetros de chuva por ano. No deserto de Atacama, da costa do Peru a norte do Chile, a média de precipitação é menor que 2 centímetros por ano. Extensos desertos estão localizados no norte da África e na porção meridional do continente africano, onde o deserto da Namíbia é habitado por alguns dos organismos mais extraordinários do mundo, incluindo *Welwitschia* (ver Fig. 17.36). Outros desertos ocorrem no Oriente Médio, no oeste da América do Norte e oeste da América do Sul, e na Austrália. O Saara, que se estende por toda a faixa da costa atlântica da África até a península arábica, é o maior deserto do mundo. O deserto da Austrália, que cobre mais ou menos 44% do continente, é o segundo maior. Menos de 5% da América do Norte é deserto (Fig. 30.13).

As temperaturas em muitos desertos são muito altas; temperaturas de verão de mais de 36°C são comuns em alguns desertos. Outros desertos são mais amenos. No deserto da Grande Bacia do oeste da América do Norte, que fica entre o sistema Sierra Nevada-Montanhas Cascade e as Montanhas Rochosas, existem somente poucas semanas de altas temperaturas por ano.

Em geral, no entanto, o vapor de água no ar do deserto, mesmo quando relativamente abundante, não condensa devido às altas temperaturas. Devido à cobertura vegetal ser geralmente esparsa, o calor normalmente irradia-se dos desertos rapidamente à noite, criando grandes diferenças de temperatura no curso de um período de 24 horas.

A distribuição anual da chuva nos desertos geralmente reflete aquela das regiões adjacentes. No lado equatorial, a chuva cai no verão; no lado voltado para os pólos, chove no inverno. Entre as duas, como nas terras baixas do Arizona, podem existir dois picos de precipitação. Como resultado, em tais áreas existem dois períodos de crescimento ativo das plantas — um no inverno e outro no verão — e plantas diferentes são ativas em cada período. No geral, os padrões de atividade das plantas do deserto refletem as origens das plantas. Caracteristicamente, espécies vegetais que migraram para o deserto, vindas de áreas onde elas cresciam ativamente no inverno, continuam a fazê-lo no deserto. Da mesma forma, espécies vegetais que migraram para o deserto, vindas de áreas onde elas cresciam durante períodos de chuva no verão, continuam a crescer ativamente no verão no deserto, desde que haja uma quantidade suficiente de chuva no verão para que isso aconteça.

Plantas anuais estão melhor representadas, tanto em número como em espécies, nos desertos e regiões semiáridas do mundo que em qualquer outra parte. Devido ao suprimento irregular de água, ervas perenes não se adaptaram bem em desertos e semidesertos, e não existe uma cobertura densa de plantas perenes que inibem o crescimento das anuais. As anuais, com seus crescimentos muito ativos, podem germinar e completar seus ciclos de vida em áreas abertas durante o período limitado no qual a água é disponível. As sementes destas plantas podem sobreviver no solo durante longos períodos de seca, que às vezes se estendem por muitos anos. Então, quando existe água disponível suficiente para induzir sua germinação e promover seu crescimento até a floração, as sementes podem germinar rapidamente.

As relativamente poucas ervas perenes que crescem no deserto freqüentemente possuem órgãos subterrâneos espessos e são dormentes durante boa parte do ano. A maioria das plantas mais altas ou são suculentas — tais como cactos, eufórbias e outras plantas características do deserto (Fig. 30.14) — ou então têm folhas pequenas que ou são coriáceas ou são perdidas durante estações desfavoráveis (Fig. 30.15). Usualmente, as folhas têm cutículas espessas e menos estômatos que aquelas plantas em regiões menos áridas. Muitas plantas de deserto têm caules verdes, ricos em clorofila, que contribuem muito para a fotossíntese das plantas; tais plantas normalmente são áfilas, como é o caso de muitas espécies de cactos. Muitas plantas suculentas adotaram a fotossíntese CAM (ver Cap. 7) e absorvem dióxido de carbono somente durante a noite; seus estômatos permanecem fechados durante o dia. A fotossíntese C_4 é também mais comum entre plantas de deserto e outros habitats sazonalmente secos e quentes do que em outros ambientes (ver Cap. 7).

As temperaturas nas quais a taxa fotossintética é máxima nas plantas de deserto é freqüentemente mais alta que as temperaturas correspondentes às plantas de outros biomas. Por exemplo, em *Tidestromia oblongifolia*, uma erva C_4 perene, comum na região do Vale da Morte da Califórnia e Nevada, a taxa fotossintética

30.15
Uma das plantas mais características dos desertos de Mojave, Sonora e Chihuahua, da América do Norte, é o arbusto de creosoto (Larrea divaricata). *Os arbustos de creosoto no deserto Mojave podem formar clones circulares ou elípticos, devido à produção de novos ramos na periferia das coroas do caule e à segmentação e morte dos segmentos mais velhos, resultando num anel de arbustos satélites ao redor de uma área central nua. Estes últimos usualmente reúnem um acúmulo de areia, que pode alcançar uma profundidade de cerca de meio metro e pode funcionar como um meio de armazenamento de água, contribuindo com isso para a sobrevivência dos arbustos de creosoto nos períodos de seca. Alguns clones podem atingir idades extremas: estima-se que o Clone King, mostrado aqui, tenha aproximadamente 12.000 anos. Tais clones antigos começaram a partir de sementes que germinaram próximo ao final da última expansão glacial.*

Como Funciona um Cacto?

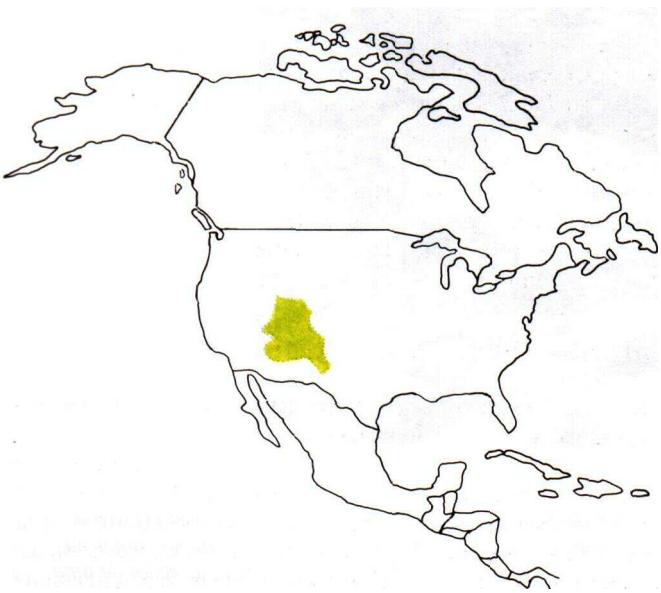
Ferocactus acanthodes, um cacto que cresce ao longo da margem noroeste do deserto de Sonora, no sul da Califórnia, recebe o seu nome popular em inglês (*barrel cactus*) pela sua forma semelhante a um barril. É como se seu caule fosse pregueado como um leque, e então coberto de espinhos como um porco-espinho. Por que esta planta de deserto apresentaria esta forma tão formidável e incomum?

Quando *F. acanthodes* está cheio de água, as dobras incham e são pouco visíveis, mas quando a planta seca, as dobras são profundas e o caule é capaz de se contrair sem esmagar as células. Este padrão em dobras do caule com cristas e vales tem também vantagens. No mais profundo dos vales, entre as dobras, estão os estômatos. Os espinhos ajudam a quebrar a corrente de vento, e então os vales servem como retiros de proteção onde os ventos secos do deserto não podem chegar facilmente para carregar a umidade do ar da vizinhança das câmaras estomáticas. Estes formidáveis espinhos também ajudam a proteger o cacto de roedores e pássaros que estão em constante busca de água, às vezes chegando ao ponto de roubá-la de um caule suculento. Park Nobel, da Universidade da Califórnia, Los Angeles, observou que esses cactos armazenam água suficiente em seus caules suculentos de modo a permitir a abertura de seus estômatos por aproximadamente 40 dias após o solo ter se tornado seco demais para fornecer-lhes qualquer água adicional. Nestas condições, muitas das raízes finas são perdidas, a fim de prevenir a perda de água para o solo. Depois de sete meses de seca, a atividade do estômato cessa, e o potencial osmótico do caule atinge mais do que o dobro do valor observado no período úmido, a despeito da capacidade do caule de dobrar-se e encolher-se. Quando as chuvas finalmente retornam, o sistema radicular superficial (com a profundidade média de apenas 8 centímetros) absorve água tão rapidamente que os estômatos ficam totalmente funcionais dentro de 24 horas após as chuvas.

Mas esses não são os únicos mecanismos que *F. acanthodes* usa para conservar água. Como muitas outras plantas do deserto, ele exibe o metabolismo ácido das crassuláceas (CAM), abrindo seus estômatos somente durante a noite e então expondo-se ao ar mais frio, que é menos dessecante que o ar mais quente; conseqüentemente, a planta perde menos água para a atmosfera através da transpiração. A razão entre a massa de água transpirada e a massa de CO_2 fixada é apenas cerca de 70 para o ano inteiro, consideravelmente mais baixa que a das plantas C_3 típicas, as quais requerem quantidades muito maiores de água para fixar uma quantidade equivalente de carbono, tendo porém uma taxa fotossintética maior.

Visto que plântulas de *F. acanthodes* não podem suportar temperaturas altas extremas e secas prolongadas como os indivíduos adultos, elas sobrevivem somente em certos anos e em micro-habitats protegidos. Mais ou menos com 26 anos, estas plantas cresceram geralmente até apenas cerca de 34 centímetros em altura, adicionando cerca de 10% à massa de seus caules em cada ano.

máxima é atingida em temperaturas entre 45° e 50° à luz solar plena em meados do verão. Além disso, as folhas de muitas das plantas do deserto são pequenas, sendo a redução da área da superfície foliar outra adaptação para conservar água. As folhas também podem ser orientadas de tal modo a minimizar a absorção do calor, ou elas podem ser cobertas com uma densa cobertura de tricomas pela mesma razão. As árvores e arbustos de desertos ou têm raízes de longo alcance que absorvem efetivamente as chuvas periódicas, ou são restritas a pequenos cursos d'água e riachos, ao longo dos quais a água se concentra.



30.16
Savana de Juniperus *na América do Norte.*

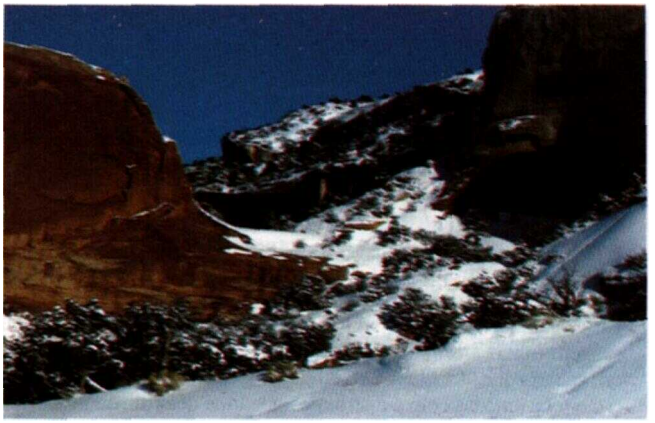
As savanas de *Juniperus*, que constituem uma paisagem tão familiar em todo o interior do oeste dos Estados Unidos (Figs. 30.16 e 30.17), ocorrem em áreas de deserto frio, mas geralmente em altas elevações. Durante os períodos pluviais da época do Pleistoceno, nos tempos de máxima expansão dos glaciais continentais, tais comunidades vegetais desceram para as áreas de planícies que subseqüentemente se tornaram, na sua maior parte, desertos. Uma vez que a preservação de materiais vegetais é tão boa no ar seco dos desertos, os padrões de modificação da vegetação em uma área particular podem ser traçados através das folhas secas e caules em antigos ninhos de *pack rats*.*

Campos

Os campos formam a zona situada entre os desertos e as florestas temperadas decíduas, ocorrendo onde a quantidade de chuva é intermediária entre as quantidades características daqueles dois biomas. Incluída nos campos está uma grande variedade de comunidades vegetais; algumas se sobrepõem em suas características com savanas, outras com desertos, e ainda outras com florestas temperadas decíduas. Quando a quantidade de precipitação decresce, os maiores campos do mundo vão freqüentemente se convertendo gradualmente em desertos em direção ao equador. Os campos mais férteis recebem cerca de 100 centímetros

* N.T.: Pequenos roedores norte-americanos do gênero *Neotoma*, que reúnem em seus ninhos uma grande variedade de objetos.

(a)



30.17
(a) *Savana de* Juniperus (Juniperus osteosperma) *na Grande Bacia próximo a Wellington, Utah.* (b) *Invernos frios são característicos das savanas pinyon-juniper e das formações lenhosas da Grande Bacia, como mostrado aqui no sul do deserto de Moab, Utah.*

de precipitação por ano; eles tendem a assumir a feição de florestas temperadas decíduas, nos locais onde o suprimento de umidade é ainda mais abundante. Distintamente das savanas, os campos geralmente não têm árvores, exceto ao longo de riachos, e são caracterizados por invernos frios.

O fogo desempenha um papel crítico no desenvolvimento dos campos. Nos desertos, existe pouca biomassa para sustentar a expansão do fogo; em áreas úmidas, tais como florestas temperadas decíduas, as árvores freqüentemente crescem suficientemente rápido para escapar da influência do fogo ao nível do solo, pelo menos nas regiões férteis. O fogo seleciona negativamente plantas que tenham partes aéreas permanentes e favorece gramíneas, ciperáceas e outras ervas que tenham meristemas basais que não são facilmente destruídos pelo fogo ou por herbívoros. Quando perturbados, os campos freqüentemente mudam para florestas ou desertos. Logo, os campos que uma vez se estenderam do sul do Arizona até o oeste do Texas, e que foram encontrados pelos primeiros colonizadores europeus, foram amplamente sobrepastoreados e transformados em desertos durante o século passado. O fracasso de agricultores e pecuaristas no manejo adequado dos campos levou aos desastres conhecidos como *"dust bowl"* ("taça de poeira"), da região central dos Estados Unidos na década de 30 (Fig. 30.18).

Os campos têm sido tradicionalmente muito explorados pela agricultura, para a formação de pastagens e, quando arados, para o plantio de culturas. Muitos esforços têm sido dedicados ao aprendizado de como converter outros biomas em campos e, uma vez que esta conversão tenha sido feita, como mantê-la nestas condições. Os solos mais produtivos para a agricultura temperada são encontrados em áreas ocupadas anteriormente por planícies de gramíneas altas.

Os campos geralmente ocorrem em grandes áreas no interior dos continentes (Fig. 30.2). Na América do Norte, existe uma transição de planície de gramíneas baixas, parecida com deserto, no oeste (as Grandes Planícies), para uma planície de gramíneas altas, mais úmida e mais fértil (o Cinturão do Milho), até as florestas temperadas decíduas do leste (Figs. 30.19 e 30.20). Elas se tornam progressivamente mais secas com o aumento da distância do Oceano Atlântico e do Golfo do México, que são as maiores fontes de ventos úmidos na metade leste do continente norte-americano. Mais ao norte, os campos se tornam úmidos de novo com o decréscimo da evaporação e temperaturas relativamente frias. Planícies de gramíneas baixas "típicas" ocorrem em condições de quase seca (Fig. 30.21); nos anos mais úmidos, gramíneas mais altas (mas não tão altas quanto aquelas das planícies de gramíneas altas) tendem a predominar. Em muitas áreas de floresta no centro e leste dos Estados Unidos, particularmente onde o solo é pouco profundo, existem áreas abertas, chamadas clareiras, que são tipicamente ocupadas em grande parte por plantas de planície (Fig. 30.22).

Gramíneas perenes que formam feixes e gramíneas menores que formam relva são dominantes, porém outras ervas perenes são comuns. Embora o crescimento das plantas dos campos seja sazonal, existe pouco espaço para o desenvolvimento de ervas anuais, e estas são essencialmente ausentes nestes biomas. Ocasionalmente, ervas daninhas anuais e introduzidas começam a se estabelecer em áreas perturbadas, tais como ao redor de tocas de animais, próximo a construções e ao longo de beiras de rodovias e estradas de ferro.

Todos os grandes campos do mundo foram uma vez habitados por manadas de mamíferos pastadores, associados com grandes predadores. Tais manadas eram amplamente distribuídas nos períodos de máxima expansão das áreas glaciais durante o Pleistoceno, quando eles foram intensamente caçados pelos nossos ancestrais. Muitos destes mamíferos pastadores, tais como o bisão americano, foram caçados até quase a extinção. Eles sobrevivem hoje principalmente em refúgios, tendo dado lugar a rebanhos de animais domésticos e campos cultivados.

Florestas Temperadas Decíduas

Florestas temperadas decíduas estão quase ausentes no Hemisfério Sul, porém elas são representadas em todas as maiores massas terrestres do norte (Fig. 30.2). Este tipo de floresta alcança seu melhor desenvolvimento em áreas com verões quentes e invernos relativamente frios (Figs. 30.23 e 30.24). A precipitação anual geralmente varia de cerca de 75 a 250 centímetros e é distribuída uniformemente por todo ano ou de certa forma concentrada nos meses de verão. O hábito decíduo (de perder folhas) pode estar relacionado à não-disponibilidade de água durante grande parte do inverno, o que é uma conseqüência de temperaturas do solo abaixo do ponto

Competindo por Luz

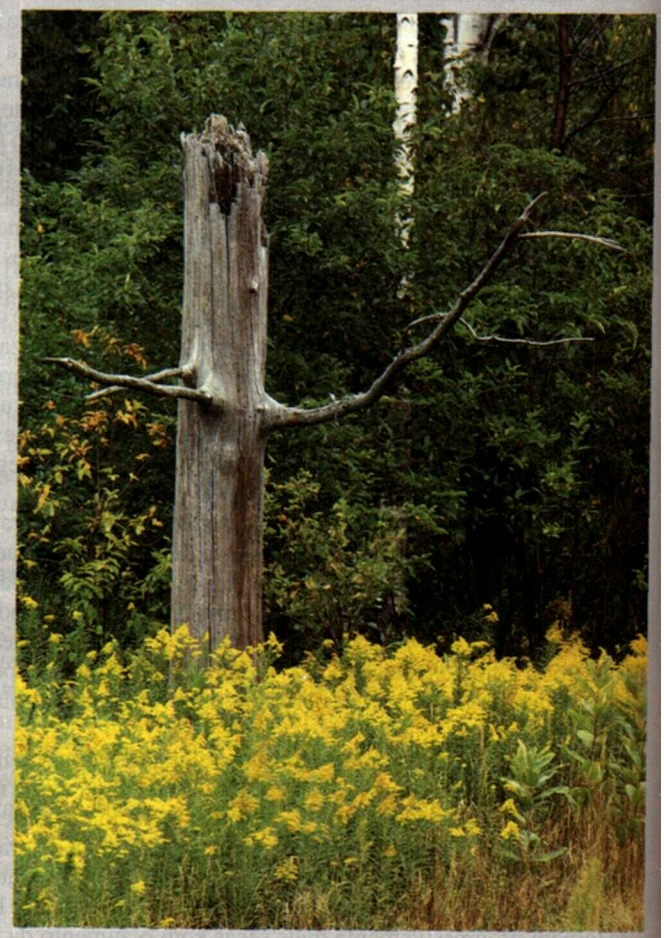
As ervas da floresta mostram uma notável diversidade na altura da inserção da folha e no seu arranjo. Algumas espécies, como *Goodyera* spp., (a), apresentam folhas ao nível do solo ou próximo a ele. Outras, tais como *Trillium* (ver Figs. 1.3b e 30.24d) e *Sanguinaria canadensis* sustentam suas folhas cerca de 20 a 50 centímetros acima do solo. Ainda outras, tais como *Impatiens spp.*, atingem um metro ou mais de altura. Muitas ervas de florestas têm um dossel parecido com um guarda-chuva, porém algumas têm várias camadas de folhas ao longo de um caule ereto, e umas poucas têm folhas arranjadas de forma bem compactada ao longo de um caule arqueado. Qual o significado destas variações, e como elas estão relacionadas com a distribuição de uma determinada espécie?

Estudos recentes feitos por Thomas Givnish, da Universidade de Wisconsin no Madison, têm esclarecido algumas destas questões. De acordo com a análise desse autor, a altura de inserção da folha deve afetar o crescimento de uma erva em relação aos seus competidores — e, portanto, sua habilidade competitiva — primariamente através de seu efeito sobre os meios pelos quais a erva capta a luz e aloca energia. Ervas mais altas, que captam mais luz que aquelas mais baixas, despendem uma fração maior do seu rendimento energético anual, proveniente da fotossíntese, para produzir caules improdutivos em detrimento de folhas produtivas. As ervas poderiam se tornar mais altas e com copas mais altas até que a vantagem no crescimento que cada um obtém pelo incremento em altura seja contrabalançada pela perda de crescimento causada pela diminuição da alocação de energia para as folhas. Em áreas esparsamente cobertas, há pequena vantagem para um crescimento em altura e "desperdício" de uma grande quantidade de energia nos caules, e desta forma as plantas baixas são favorecidas. Em áreas densamente cobertas, plantas altas são favorecidas devido a estarem mais capacitadas para captar luz. Na verdade, existem evidências que apóiam estas predições. Espécies altas, tais como *Impatiens* spp., *Urtica* spp. e muitas outras espécies de *Aster e Solidago* (b), são normalmente encontradas em densos grupos sob dosséis parcialmente abertos, particularmente em regiões inundáveis úmidas e férteis. Espécies baixas, tais como *Goodyera* spp. e *Gaultheria procumbens*, são encontradas em áreas de uma cobertura vegetal esparsa, especialmente em florestas de carvalho secas e inférteis.

Uma intrigante variação entre as plantas de florestas envolve uma forma de crescimento arqueada. *Polygonatum* e espécies similares com folhas agrupadas ao longo dos caules arqueados (ver Cap. 29) são menos eficientes que as ervas semelhantes a guarda-chuva, na medida em que requerem mais tecido caulinar para sustentar a mesma quantidade de massa foliar a uma altura acima do nível do solo. Em ladeiras íngremes, entretanto, tais plantas levam vantagem porque elas estão orientadas ladeira abaixo; como resultado, plantas eretas, enraizadas em ladeiras, requerem caules mais longos para sustentar suas folhas na mesma posição. Novamente, como predito, em florestas virgens o domínio por ervas de crescimento arqueado aumenta dramaticamente em ladeiras com ângulo maior que aproximadamente 20°.

Estes achados ilustram o princípio geral de que diferentes ambientes favorecem diferentes formas de crescimento e padrões de alocação de energia: adaptação e sucesso competitivo são fortemente dependentes das condições nas quais as plantas crescem.

(a)



(b)

de congelamento. Estas condições retardam o movimento da água para as raízes. Nas regiões mais frias, ocupadas por florestas temperadas decíduas, os solos estão congelados por muitos meses. Desta forma, os invernos nas regiões ocupadas por florestas temperadas decíduas são análogos às estações quentes e secas que ocorrem nas savanas e nas florestas tropicais decíduas. A indisponibilidade de água em ambos os biomas está associada com a sazonal perda das folhas pelas árvores e arbustos.

A ecologia das florestas temperadas decíduas difere daquela das florestas sempre verdes na natureza do ciclo anual de crescimento (Fig. 30.25). No inverno, as árvores estão sem folhas e sua atividade metabólica é grandemente reduzida. Na primavera, uma variedade de plantas herbáceas irrompe em profusão no solo bem iluminado da floresta (Fig. 30.24d). Algumas espécies (as **efêmeras de primavera**) possuem folhas que emergem plenamente formadas dos bulbos ou rizomas e completam seus períodos de atividade na luz do sol antes que as folhas das árvores reapareçam. Outras (por exemplo, **espécies precoces** e **tardias de verão**, e **espécies sempre verdes**) emergem mais lentamente e mantêm atividade fotossintética por mais tempo e até mais tarde, durante as condições menos luminosas que prevalecem no verão. Espécies ativas no verão geralmente têm folhas que são mais largas porém mais finas em secção transversal que aquelas ativas somente na primavera, e normalmente têm órgãos de reserva menores que espécies com períodos de crescimento mais curtos. Ervas de florestas variam, em altura, de uns poucos centímetros até mais de um metro; a variação na altura de inserção das folhas parece estar relacionada à densidade típica da folhagem competidora que as diferentes espécies encontram nos seus microambientes (ver Cap. 30). Muitas das espécies que amadurecem suas sementes na primavera são dispersas por formigas (ver Cap. 19), as quais são ativas quando outros dispersores presentes são raros; a maioria das espécies que amadurecem as sementes no outono são dispersas por pássaros, numa estação que coincide com o pico da migração do outono. Poucas plantas anuais ocorrem em florestas decíduas, provavelmente porque a densa cobertura vegetal no úmido estrato inferior submete as plântulas a uma forte desvantagem competitiva.

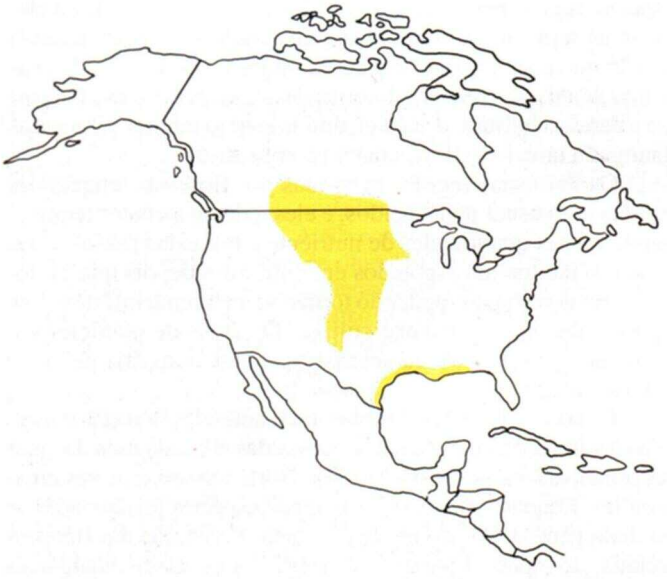
Os solos nas regiões ocupadas por florestas temperadas decíduas são usualmente ácidos, e eles tendem a conter relativamente poucas quantidades de nutrientes. Por estas razões, estes solos são facilmente esgotados em nutrientes depois que as florestas são derrubadas, podendo tornar-se altamente inférteis com o passar de anos de intenso cultivo. Os solos de planícies são muito mais férteis e têm características muito mais favoráveis ao cultivo sustentável.

Uma das características mais marcantes das florestas temperadas decíduas é que as plantas encontradas em cada uma das suas três principais regiões no Hemisfério Norte são semelhantes umas às outras, freqüentemente representando espécies relacionadas de um dado gênero. Por exemplo, as plantas herbáceas das florestas decíduas do Japão e leste da Ásia geralmente se assemelham mais com aquelas do leste da América do Norte, do que estas com aquelas do oeste da América do Norte, onde florestas temperadas decíduas em sua maioria desapareceram há milhões de anos.

Florestas Temperadas Mistas e de Coníferas

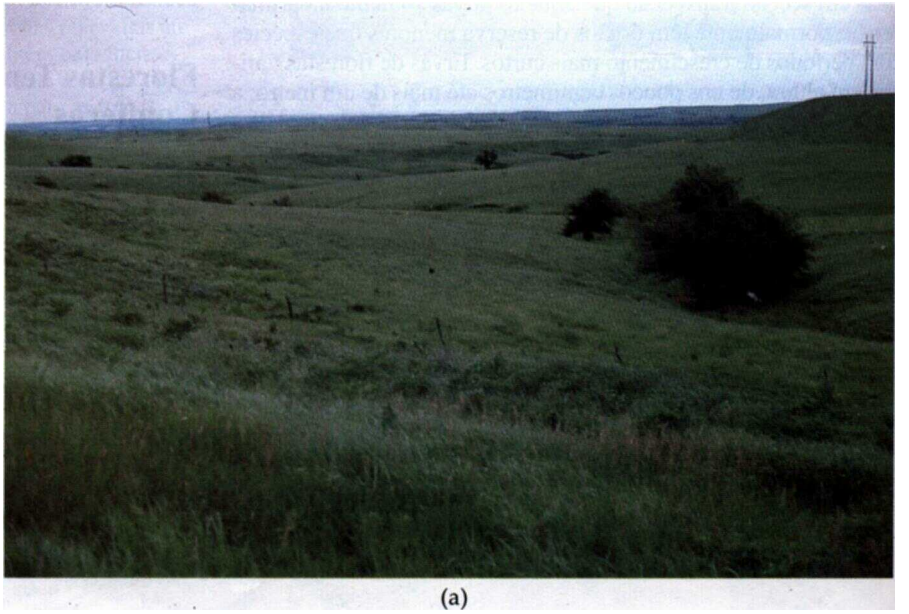
Margeando as florestas decíduas no norte estão as florestas mistas, nas quais as coníferas formam um elemento importante junto com as árvores decíduas. Tais florestas temperadas mistas

30.18
*Os solos das planícies estavam antes tão agregados por causa das raízes das gramíneas que não podiam ser cultivados até que arados adequados foram desenvolvidos. Porém, uma vez que as plantas foram removidas pelo sobrepastoreio ou por um cultivo descuidado, os solos das planícies rapidamente se deterioraram e foram carregados pelo vento. Esta foto de uma fazenda profundamente erodida, obtida em Oklahoma em 1937, é um exemplo vívido das condições do "*dust bowl*" que levou muitos milhares de pessoas a emigrar da região central dos Estados Unidos. A novela de John Steinbeck,* As Vinhas da Ira, *foi baseada nas experiências desses emigrantes.*

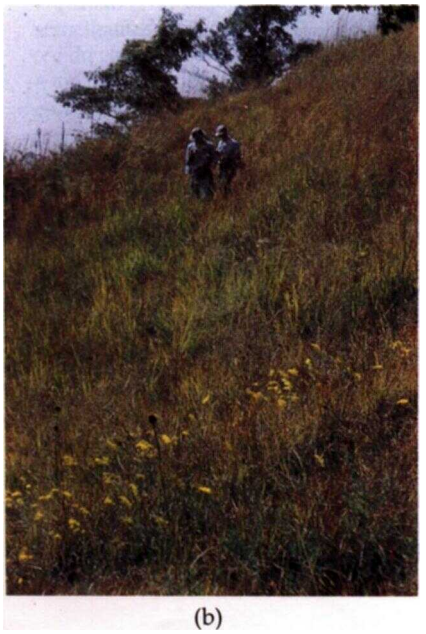


30.19
Distribuição dos campos na América do Norte. Além das áreas principais de planícies no centro do continente, existem áreas disjuntas de campos no Vale Central na Califórnia e ao seu redor, bem como ao longo da Costa do Golfo no sudeste do Texas e Louisiana. Os solos em todas estas áreas são férteis, de boa estrutura e excelentes para agricultura sustentável.

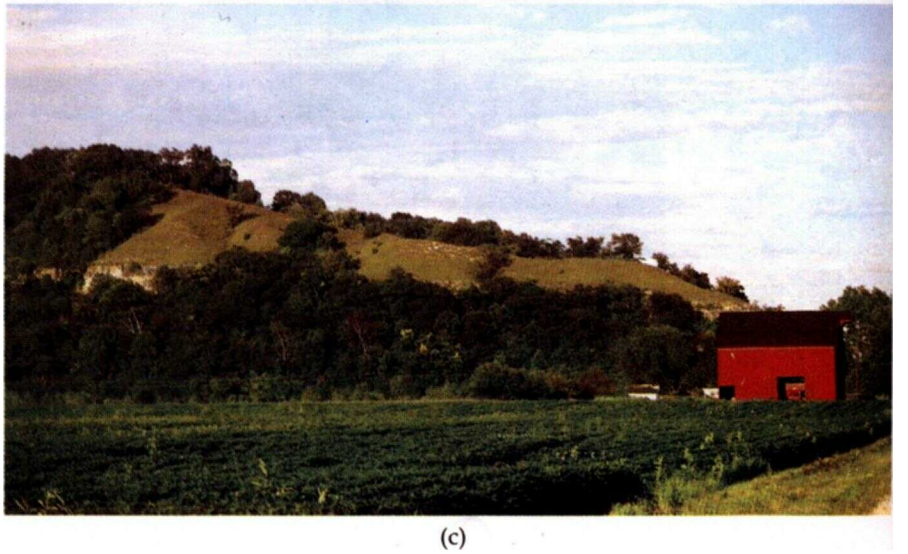
30.20
(a) *Planícies de gramíneas altas nas Colinas Flint no leste do Kansas. Esta bonita área foi proposta para o local do parque nacional das planícies.* (b) *Planície em colina próxima a Alton, Illinois, dominada por* Andropogon gerardi. (c) *As planícies ricas estão quase totalmente sob cultivo, como neste cenário de Illinois. Soja (*Glycine max*) está crescendo nos campos.*



(a)

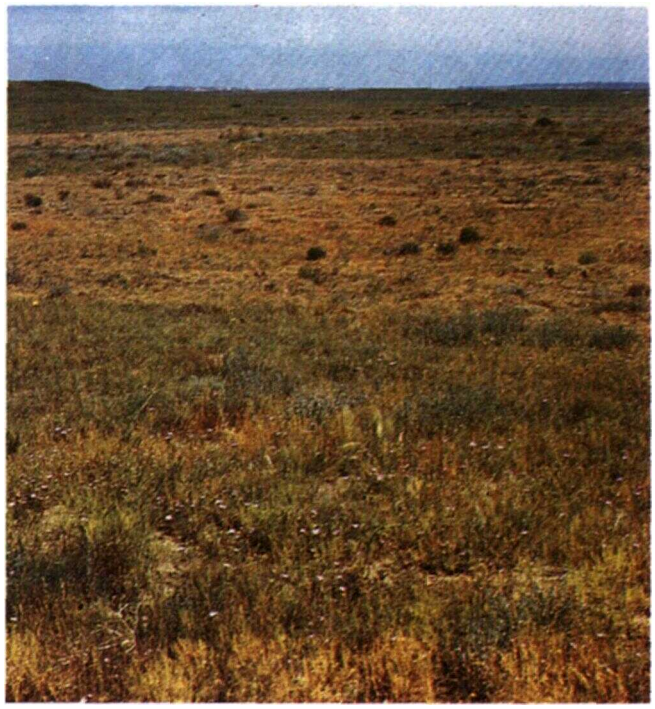


(b)



(c)

(a)



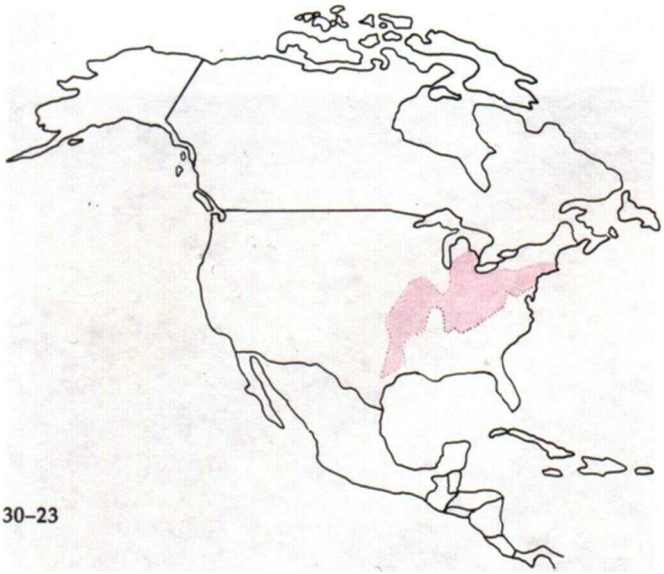
(b)

30.21
(a) *Planície de gramíneas baixas robustas no nordeste do Colorado, com um antílope jovem (*Antilocapra americana*). As manchas azuladas da vegetação são comunidades de* Artemisia frigida. (b) *Planície de gramíneas baixas sobrepastoreada no nordeste do Colorado.*

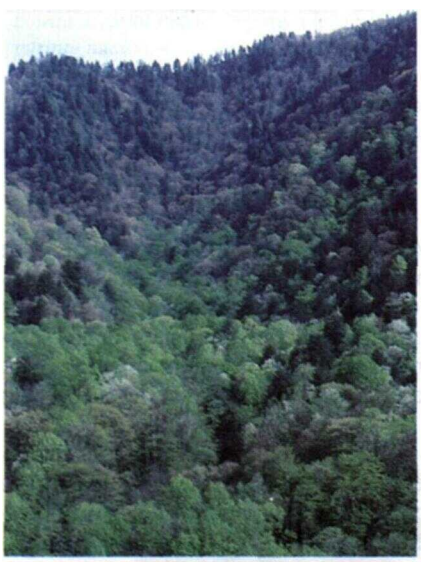
30.22
Coreopsis *dominando uma clareira em uma floresta temperada decídua próxima a St. Louis, Missouri. Tais clareiras nas florestas, que usualmente ocorrem em áreas de solos superficiais, são dominadas freqüentemente por plantas de planície que formam faixas contínuas além das bordas das florestas.*

(Figs. 30.26 e 30.27) são características das regiões dos Grandes Lagos — região do Rio Saint Lawrence, grande parte do sudeste dos Estados Unidos, leste da Europa, regiões mais ao norte e a leste da Manchúria e Sibéria adjacente, leste da Coréia e norte do Japão (Fig. 30.2). Florestas temperadas mistas ocorrem às vezes em áreas com invernos mais frios do que nas áreas onde ocorrem as florestas temperadas decíduas. As florestas temperadas mistas também são em parte características de regiões com solos mais pobres em nutrientes ou com ambientes menos sazonais. As florestas temperadas mistas representam uma larga zona transicional entre as florestas temperadas decíduas no sul e a taiga no norte.

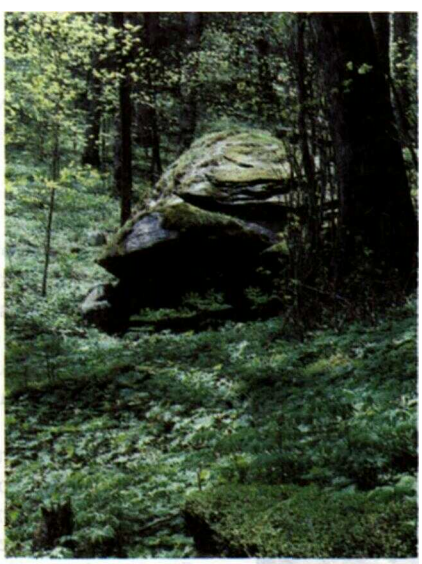
A maior parte das árvores decíduas e ervas associadas foram eliminadas no oeste da América do Norte durante a última metade da Era Cenozóica, quando a quantidade de chuva no verão foi extremamente reduzida. Em seu lugar, hoje crescem as florestas de coníferas de montanha e florestas da costa oeste da América do Norte ocidental (Fig. 30.29), as quais contêm árvores tais como *Sequoia sempervirens* (Fig. 30.30), *Sequoiadendron giganteum, Pseudotsuga menziesii* e *Pinus lambertiana* (ver Fig. 29.14b), todas com uma distribuição muito mais ampla no passado (ver Empregos *versus* Corujas, adiante, neste capítulo). Tipos semelhantes de vegetação são encontrados em áreas com características climáticas semelhantes na Escandinávia, Europa central, nos Pirineus, Cáucaso, Urais, sul do Tibet e na região que vai do norte do Himalaia até o leste da Sibéria. Tipos de vegetação que se assemelham a estes são encontrados também em áreas disjuntas no oeste da América do Sul, Nova Guiné central, sudoeste da Nova Zelândia, sul da Península Arábica, Etiópia e montanhas da África Central (Fig. 30.2). Nas elevações mais altas nessas regiões são encontradas comunidades de campos abertos chamadas tundras alpinas (Fig. 30.28), as quais estão entremeadas com florestas montanas desde a Cordilheira Brooks no sul do Alasca, em direção ao sul, até as Montanhas Rochosas, as Cascades e a Sierra Nevada (Fig. 30.29).



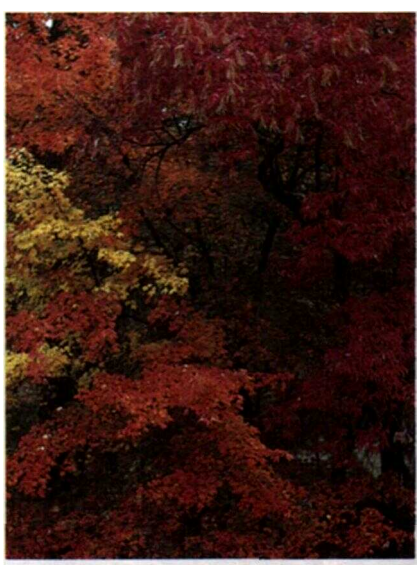
30.23
Distribuição das florestas temperadas decíduas na América do Norte.



(a)



(b)



(c)

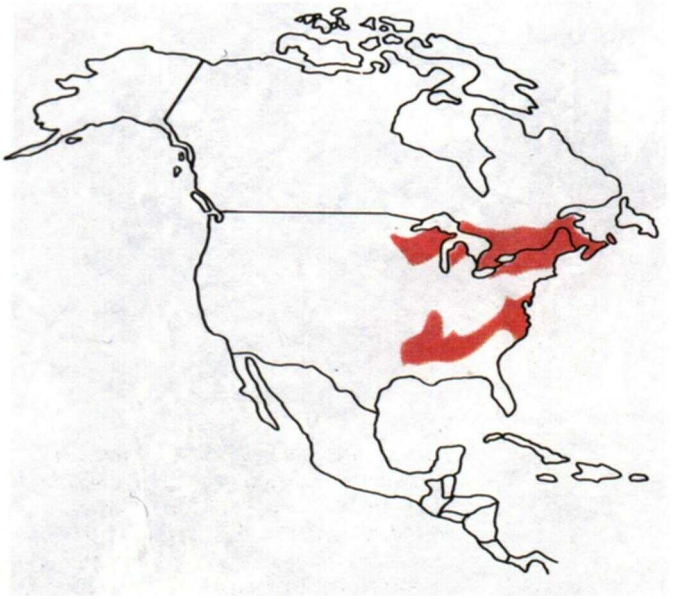
(d)

30.24
As florestas decíduas do sul dos Montes Apalaches estão entre as zonas de florestas temperadas mais ricas no mundo, contendo muitos tipos de madeiras de lei. (a) *Florestas mistas com* Tsuga canadensis *no Tennessee.* (b) *Um estreito vale profundo com uma rica floresta decídua.* (c) *No outono, as folhas dos áceres e de* Oxydendrum *ficam com uma linda cor escarlate.* (d) *Várias espécies de* Trillium *estão entre as herbáceas perenes que ocorrem nestas florestas.*

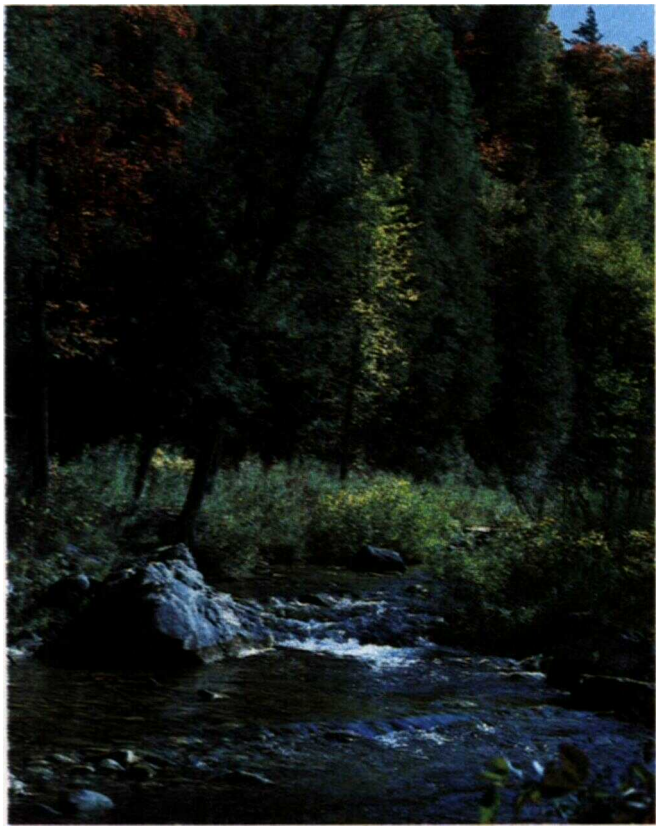
30.25
As quatro estações em uma floresta temperada decídua em Illinois. As árvores produzem folhas rapidamente no começo da primavera e começam a produzir nutrientes; elas perdem suas folhas no outono e entram em uma condição essencialmente de dormência, na qual enfrentam as condições desfavoráveis de crescimento do inverno. Muitas ervas crescem sob as árvores (ver Fig. 30.24d), e várias delas florescem muito cedo na primavera, antes de as folhas das árvores alcançarem o tamanho definitivo e sombrearem o solo da floresta. Na primavera, a maioria das árvores produz abundante pólen, que é carregado pelo vento.

Escrube Mediterrâneo

Comunidades altamente diferenciadas de arbustos evoluíram de áreas de florestas mistas decíduas e de florestas sempre verdes, em áreas com clima mediterrâneo, que se caracteriza por invernos frios e úmidos e verões quentes e secos (Fig. 30.31). Tal clima é encontrado ao longo da costa do Mar Mediterrâneo, em grande parte da Califórnia (estendendo-se a uma curta distância para o norte e sul daquele estado), no centro do Chile, sudoeste da África e ao longo de partes da costa sul e sudoeste da Austrália (Fig. 30.2). As plantas nestas áreas — freqüentemente sempre verdes ou árvores e arbustos decíduos no verão — têm pe-



30.26
Distribuição das florestas temperadas mistas na América do Norte.



30.27
Floresta temperada mista no sul de Ontário, com as coníferas sempre verdes aparecendo em verde escuro e as árvores decíduas mostrando sua coloração outonal.

ríodos de crescimento relativamente curtos que são restritos à parte fria do ano, quando a umidade é relativamente abundante. Elas podem encerrar os nutrientes eficientemente nas suas folhas sempre verdes. Em climas mediterrâneos, o luxuriante crescimento da primavera é seguido por seca e dormência durante o verão.

O fogo é um fator ecológico notável na vegetação do tipo mediterrâneo, e aparentemente ocorreram queimadas regularmente nestas comunidades vegetais muito antes de elas serem ocupadas por seres humanos. Hoje, o fogo pode ser um sério problema em áreas como o sul da Califórnia, onde casas se estendem até dentro dos chaparrais. *Chaparral* é o termo empregado na Califórnia e em qualquer outro lugar no oeste da América do Norte para arbustos sempre verdes, freqüentemente espinhosos e que formam tipicamente densos agrupamentos. Tipos semelhantes de vegetação evoluíram em outros lugares, particularmente em áreas caracterizadas por clima mediterrâneo, e têm recebido diferentes nomes de acordo com a região; a vegetação equivalente ao redor do Mar Mediterrâneo é chamada de *màquis* (Fig. 30.1); no Chile, *matorral*; na África do Sul, *fynbos*.

Tal como aconteceu com os desertos em todas as partes do mundo, cada área de clima mediterrâneo é isolada das outras, e cada uma formou seu próprio conjunto característico de plantas e animais. No entanto, o grau de convergência ecológica é grande, e o chaparral da Califórnia é muito semelhante em aparência ao matorral do Chile ou ao maquis do Mediterrâneo, muito embora as plantas sejam, em sua maior parte, não relacionadas. A seca sazonal aumenta a importância das variações edáficas (relativas ao solo) e bióticas, e pequenas diferenças de precipitação freqüentemente têm efeitos profundos na vegetação e na vida animal presente na área. Em conseqüência, estas áreas freqüentemente têm grandes proporções de espécies extremamente locais de plantas e animais, muitas delas agora sob grande risco de extinção. Em sua forma atual, estas áreas já foram profundamente modificadas pelo homem; grande parte da sua vegetação atual ocorre agora numa condição que é muito diferente da que existia antes que os povos ocupassem as áreas com seus animais pastadores — por exemplo, as áreas de hoje são habitadas por mais arbustos e menos árvores que antigamente, ou por mais plantas espinhosas e venenosas.

Taiga

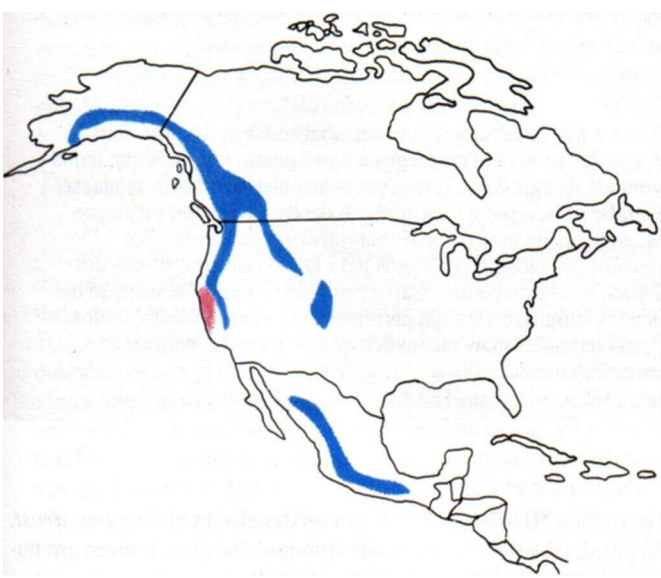
Esta floresta setentrional de coníferas, ou floresta boreal, é caracterizada por uma persistente cobertura de neve no inverno e por um clima rigoroso em direção ao norte. No limite sul da taiga, as árvores são mais altas e mais luxuriantes, freqüentemente alcançando 75 metros ou mais de altura (Fig. 30.32), porém em sua principal área, setentrional, as árvores são mais baixas, e centenas de quilômetros quadrados são cobertos por esta floresta uniforme, com relativamente poucas espécies de plantas e animais (Fig. 30.33). *Taiga* é uma palavra russa para vegetação do tipo encontrado neste bioma, que se estende pela maior parte da Rússia, Escandinávia e norte da América do Norte (Fig. 30.34; ver também Fig. 30.2). É sempre verde em quase todas as partes, exceto em largas áreas ao nordeste da Sibéria, onde *Larix*, um gênero de coníferas decíduas, é dominante.

A taiga ocorre no interior de grandes massas continentais em latitudes que lhe são próprias e se estende ao longo da costa do Pacífico, em direção sul, até a Califórnia. Em tais regiões, temperaturas extremas variam de −50° a 35°C. A taiga é flanqueada ao sul por florestas de montanha (como no oeste da América do Norte), florestas decíduas, savanas ou campos, de-

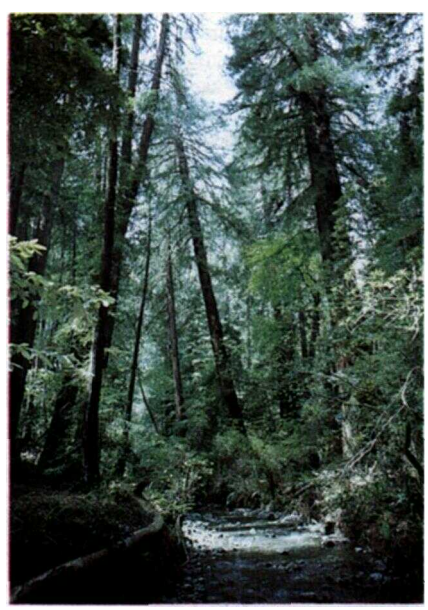
30.28
Tundra alpina na Península Olímpica em Washington. Tal tundra alpina é comparável em muitos aspectos com a tundra ártica, encontrada centenas de milhas ao norte. Aqui, no entanto, colinas florestadas são encontradas a distâncias de mais ou menos cem metros de campos alpinos.

pendendo da quantidade de precipitação da região. Devido às massas continentais não ocorrerem em latitudes apropriadas no Hemisfério Sul, a taiga é aí ausente (Fig. 30.2). Devido à influência dos ventos predominantes que sopram do oeste sobre as correntes relativamente quentes do oceano entre 40° e 50° de latitude norte, as porções mais a oeste da América do Norte e da Eurásia são caracterizadas por climas mais amenos do que as porções mais ao leste. Conseqüentemente, a taiga é encontrada um tanto mais ao norte ao longo da costa do Pacífico do que ao longo da costa Atlântica (Fig. 30.34), e o mesmo é válido para as distribuições individuais de muitas espécies de plantas e animais que habitam o bioma. Os limites setentrionais da taiga são principalmente determinados pelo rigor do clima ártico, alcançando um limite onde a temperatura mensal máxima é de aproximadamente 10°C.

Nos amplos limites setentrionais da taiga, a maior parte da chuva cai no verão; o ar no inverno frio nestas regiões tem uma



30.29
Distribuição das florestas mistas da costa oeste (rosa), tundra alpina e florestas de montanha (azul) na América do Norte. A tundra alpina ocupa áreas limitadas em elevadas altitudes dentro da área de florestas de montanhas.



30.30
Redwoods (Sequoia sempervirens) *são uma característica predominante das florestas mistas da costa oeste da Califórnia. Supridas de água pelos freqüentes nevoeiros da região durante os verões secos, e protegidas das temperaturas de congelamento pela sua proximidade do oceano,* redwoods *freqüentemente formam bosques espetaculares, muitos dos quais, como este mostrado aqui em Muir Woods, próximo a São Francisco, são protegidos hoje em dia em parques e reservas.*

Empregos *versus* Corujas

Algumas das florestas mais magníficas do mundo crescem ao longo do lado oeste das Montanhas Cascade em Washington, Oregon, e norte da Califórnia. Na Península Olímpica de Washington, estas florestas são verdadeiramente florestas pluviais temperadas, com mais de 400 centímetros de chuva por ano; outras florestas, mais distantes da costa e mais ao sul, são mais secas. Em florestas antigas, as imensas árvores têm mais de 250 anos de idade; algumas delas alcançam alturas próximas a 100 metros de diâmetros de aproximadamente 2 metros. Estas florestas são biologicamente diversas, representando um tardio estágio sucessional com estrato inferior bem desenvolvido de ervas, pteridófitas, musgos e outras plantas.

Originalmente, tais florestas muito antigas provavelmente cobriam mais de 76.000 quilômetros quadrados nos Estados do Pacífico. Estimativas da área agora remanescente variam amplamente, devido a discordâncias sobre o que constitui uma floresta antiga, mas não é mais de um terço da área original e pode ser menor que um sexto. Além disso, as florestas remanescentes tendem a ser altamente fragmentadas, com a penetração do sol, vento e outros fatores que não afetam florestas não perturbadas, causando a perda de espécies e levando à diminuição da variabilidade genética.

Uma enorme controvérsia surgiu em Oregon e Washington em 1989 quando o Serviço Florestal dos Estados Unidos propôs tomar mais de 1.500 quilômetros quadrados da floresta nacional e interrompeu a produção de madeira, a fim de proteger uma coruja endêmica do norte, que tinha sido recentemente declarada uma espécie em perigo de extinção pela U.S. Fish and Wildlife Service. Essa reserva reduziria o suprimento de madeira disponível em cerca de 5% e resultaria na perda de cerca de 3.000 empregos; foi projetada para ter o tamanho suficiente para proteger cerca de 1.300 casais de corujas.

Num sentido mais amplo, entretanto, a controvérsia no Pacífico Noroeste não diz respeito absolutamente à questão corujas *versus* empregos; ela gira em torno de valores regionais e do modo com o qual decidimos tratar os remanescentes de uma floresta antiga, com séculos de idade e fundamentalmente importante para a paisagem e bom funcionamento ecológico da região. Economicamente, o turismo é até mais importante que a indústria madeireira no Pacífico Noroeste, porém os benefícios do turismo significam mais para os moradores das cidades do que para os habitantes das zonas rurais, que podem ser diretamente dependentes da indústria da madeira para sua subsistência. Se todas as árvores centenárias forem cortadas — as únicas remanescentes, para todos os fins práticos, estão em terras federais — os empregos ainda assim irão esgotar-se em poucos anos, e a transição para a exploração florestal sustentável, ou para outras formas de emprego, deve de qualquer modo ser feita. Ainda que relativamente poucas espécies de plantas e animais pareçam ser rigorosamente restritas às florestas antigas, estas protegem muitos outros tipos de organismos além das corujas.

Como regra geral para os problemas ecológicos, as pessoas devem encontrar novas maneiras para determinar suas prioridades básicas e não necessariamente derrubar todas as árvores num esforço de "proteger" empregos a curto prazo. Um país que tenha a vontade de agir dessa forma pode encontrar melhores maneiras de cuidar do seu povo e estimular o desenvolvimento de empregos, ao invés de usar recursos naturais insubstituíveis. Por enquanto, os altos preços pagos pelo Japão por toras brutas do Pacífico Noroeste continuarão a estimular a rápida destruição das florestas antigas, e a coruja permanecerá como um símbolo dos valores regionais mais profundos que estão sendo perdidos permanentemente.

Florestas antigas de Pseudotsuga menziesii *na Floresta Experimental H. J. Andrews, na Cadeia Cascade, Oregon.*

umidade muito baixa. A precipitação anual total usualmente alcança menos de 30 centímetros. No entanto, a taxa de evaporação é baixa e lagos e pântanos são comuns (Fig. 30.33). Mais de três quartos dos extremos setentrionais da taiga são recobertos por gelo permanente, ou *permafrost*, usualmente com menos de um metro de espessura; o *permafrost* tende a captar a água na superfície e formar lagos. Incêndios são comuns na taiga, e eles propiciam geralmente locais mais quentes e mais produtivos por pelo menos 10 a 20 anos, devido ao degelo local do *permafrost*. Em geral, os solos da taiga são altamente ácidos, pobres em nutrientes e pouco adequados para agricultura.

Espécies de uns poucos gêneros de árvores são comuns na taiga setentrional, incluindo *Picea, Larix, Abies* e *Populus*. Entre os arbustos mais comuns estão *Rubus, Rhododendron*, salgueiros (*Salix*), *Betula* e *Alnus*. Ocasionalmente, em áreas quentes e secas, são encontradas comunidades de pinheiros (*Pinus*). Os

30.31
Escrube mediterrâneo, regionalmente conhecido como chaparral, em montanhas próximas a Los Angeles, Califórnia. Este tipo de comunidade vegetal, consistindo em arbustos sempre verdes de folhas largas, resistentes à seca e freqüentemente espinhosos, ocorre somente em áreas limitadas do mundo, mas evolui independentemente nos cinco continentes, em áreas contendo climas mediterrâneos (verão seco).

membros de todos estes gêneros de árvores e arbustros são ectomicorrízicos, e eles ocorrem em densos agrupamentos consistindo em somente uma única ou poucas espécies. Ervas perenes são comuns; musgos e liquens são especialmente abundantes, freqüentemente formando massas luxuriantes. Plantas anuais são essencialmente ausentes.

Nos seus limites mais ao norte, a taiga gradualmente se converte em tundra. Nestes dois biomas, os dias são longos durante a relativamente curta estação de crescimento; ao norte do Círculo Ártico, o sol não se põe durante pelo menos parte do verão. Devido à abundante luminosidade sazonal e temperaturas favoráveis, plantas cultivadas na estação fria, tais como o repolho (*Brassica oleracea* var. *capitata*), podem crescer rapidamente em áreas desnudas na taiga, atingindo grande desenvolvimento em um período notadamente curto de tempo. No entanto, os solos da taiga, altamente lixiviados e inférteis, são inimigos da maioria das modalidades de agricultura.

Tundra Ártica

A tundra ártica é um bioma sem árvores que se estende aos limites setentrionais de crescimento vegetal (Fig. 30.35). Ela ocupa uma enorme área: ao todo, um quinto da superfície terrestre (Fig. 30.2). A tundra Ártica é mais desenvolvida no Hemisfério Norte e é encontrada principalmente ao norte do Círculo Polar Ártico, ainda que ela se estenda mais ao sul ao longo da porção leste dos continentes do que ao longo das porções oeste (Fig. 30.36). A tundra ártica consiste essencialmente em uma imensa faixa através da Eurásia e América do Norte, com a tundra alpina, mais proximamente relacionada às florestas montanas adjacentes, estendendo-se em direção ao sul nas montanhas (Fig. 30.28; ver também Fig. 30.6). Algumas espécies de plantas que ocorrem na tundra Ártica têm amplas distribuições circundando o pólo.

Toda região ocupada pela tundra ártica é recoberta pelo *permafrost*. Os solos são de ácidos e neutros, pobres em nutrientes e geralmente desaconselháveis para agricultura. Ainda que a precipitação seja menor que 25 centímetros por ano, grande parte dela fica retida próximo à superfície pelas camadas inferiores de *permafrost*, e o solo é usualmente úmido. O nitrogênio fixado está geralmente em disponibilidade muito baixa, e há apenas umas poucas espécies de leguminosas e outras plantas com bactérias simbiontes que fixam o nitrogênio atmosférico. A taxa de evaporação é baixa devido à umidade relativamente alta do ar e às baixas temperaturas. Em contraste, algumas áreas de tundra são tão secas que constituem verdadeiros desertos polares. A maior

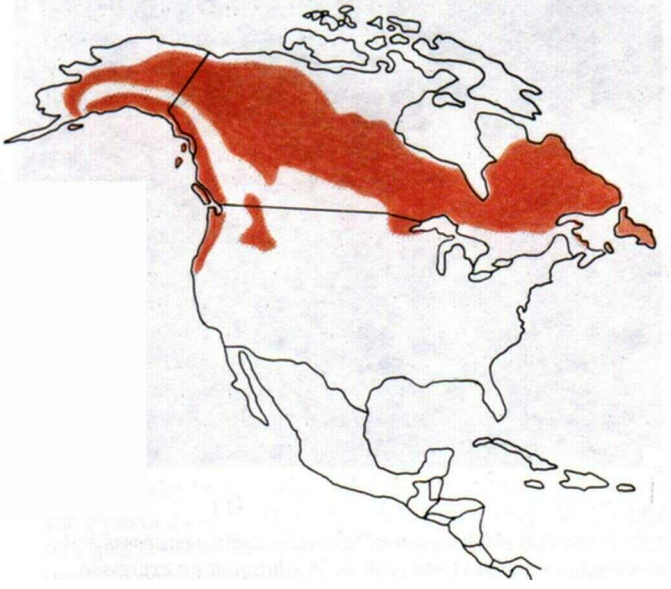
30.32
As florestas altas e densas que crescem nas colinas chuvosas e planícies da Península Olímpica em Washington é a expressão meridional da taiga, ou floresta setentrional de coníferas. Epífitas dos grupos dos musgos, hepáticas, Selaginella *e liquens freqüentemente crescem exuberantemente sobre as árvores, como visto aqui.*

30.33
A taiga setentrional, que cobre centenas de milhares de quilômetros quadrados na porção mais fria da Zona Norte Temperada, é dominada por Picea glauca *e* Larix, *que são menores que as plantas mostradas aqui na parte norte de sua área de ocorrência. Esta foto foi tirada no norte de Manitoba, Canadá.*

parte do território acima de 75° de latitude norte é um deserto ou semideserto, com poucas plantas mais altas que 5 centímetros. Isto é uma conseqüência da precipitação muito baixa tanto no verão como no inverno e das temperaturas muito baixas no inverno.

Para que ocorra o crescimento vegetal, a temperatura deve estar acima do ponto de congelamento por pelo menos um mês no ano. A estação de crescimento (o tempo entre um congelamento mortal e o próximo) em muitas áreas da tundra ártica é menor que dois meses. Muitos gêneros de arbustos baixos, incluindo *Betula*, salgueiro (*Salix*), *Vaccinium* e *Rhododendron*, são comuns na tundra, e existem vários gêneros de ervas perenes mas somente uma espécie anual nativa (*Koenigia islandica*). Muitas das plantas que crescem na tundra ártica, incluindo um número de gramíneas e ciperáceas, são sempre verdes, o que as torna capazes de iniciar fotossíntese tão logo haja disponibilidade de luz, umidade e temperatura adequadas. A altura da planta é controlada primariamente pela profundidade da neve no inverno; grandes plantas lenhosas estão ausentes, devido também à alocação relativamente alta para tecidos do caule não-produtivos, o que não é compatível com a pequena e fria estação de crescimento. Algumas espécies da tundra têm flores relativamente grandes e vistosas, cuja produção para a planta representa um custo considerável de energia. Tais flores possuem recompensas ricas em energia para seus polinizadores — recompensas necessárias, devido às baixas temperaturas que prevalecem nas latitudes altas. A propagação vegetativa é característica de muitas espécies perenes, e isso deve estar correlacionado com as incertezas de germinação da semente durante o curto verão ártico. Boa parte da biomassa das plantas da tundra — de cerca de metade até 98% — é subterrânea, consistindo não somente em raízes, mas também em rizomas e outros tipos de caules subterrâneos.

A região ao norte da tundra ártica é um deserto de gelo, onde as condições físicas são ainda mais extremas e a vegetação está ausente. O deserto polar é característico do interior da Groenlândia, Svalbard ao norte da Noruega e Novaya Zemlya ao norte da costa da Sibéria. A maior parte da Antártica, não mapeada na Fig. 30.2, também é coberta por gelo.



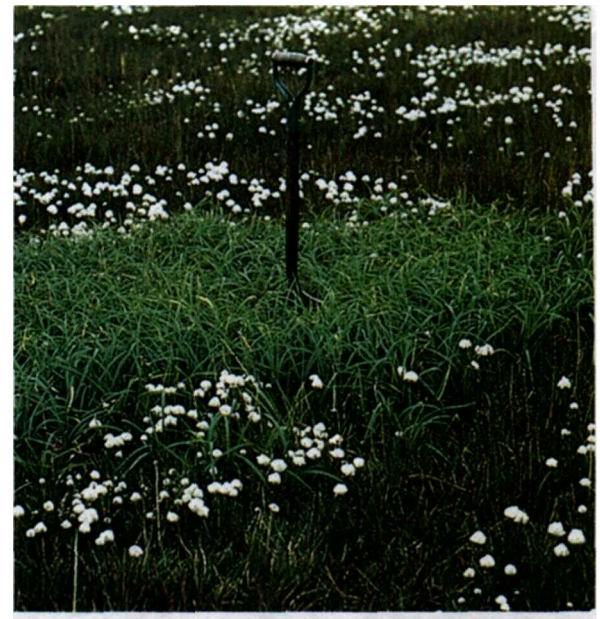
30.34
A distribuição da taiga na América do Norte.

Resumo

As florestas pluviais tropicais, onde nem a água nem a baixa temperatura são fatores limitantes, é de longe o bioma mais rico em termos de número de espécies. As árvores são sempre verdes e caracterizadas por folhas coriáceas de tamanho médio. Um estrato herbáceo pouco desenvolvido cresce no solo da floresta, porém existem muitas trepadeiras e epífitas em níveis superiores. Os solos tropicais são freqüentemente ácidos e muito pobres em nutrientes; tais solos perdem sua fertilidade rapidamente quando a floresta é derrubada.

A maioria das comunidades tropicais e subtropicais que são caracterizadas por uma seca sazonal são chamadas savanas, florestas subtropicais mistas, florestas de monções, florestas tropicais mistas e formações lenhosas e escrubes meridionais. As árvores e arbustos destas comunidades são total ou parcialmente decíduos, perdendo suas folhas durante as épocas secas. Ervas perenes são comuns. As savanas também ocorrem entre as planícies e as florestas temperadas decíduas e entre as planícies e a taiga nos Estados Unidos e Canadá. Florestas subtropicais mistas cobrem a maior parte da Flórida e a Planície Costeira do sudeste dos Estados Unidos. Nestas florestas, árvores sempre verdes, como os pinheiros, crescem em associação com árvores decíduas. Quanto mais distante do equador, comunidades com estas características vão gradualmente se convertendo em desertos e semidesertos, que são caracterizados pela baixa precipitação e freqüentemente pelas altas temperaturas durante o dia em pelo menos uma parte do ano. Plantas suculentas e ervas anuais são comuns nos desertos.

(a)

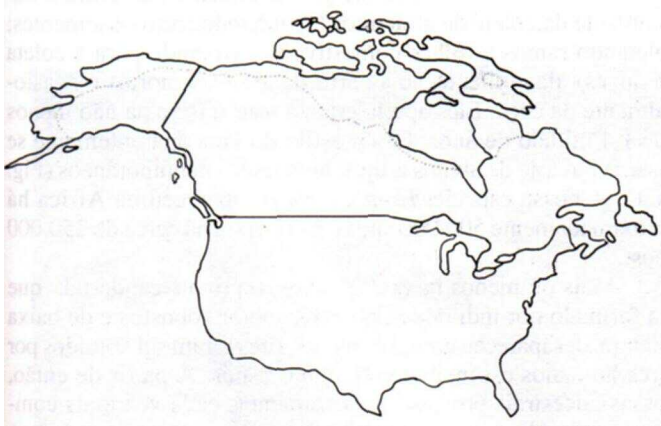


(b)

30.35
(a) *Tundra da costa ártica úmida próxima à baía de Prudhoe, Alaska, no fim do verão. As plantas marrom-avermelhadas são as gramíneas* Arctophila fulva, *as verdes são a ciperácea* Carex aquatilis. *Note que a região alagada constitui uma área elevada devido à presença do* permafrost; *tais condições são características da tundra ártica.* (b) *Tundra ártica em Barrow, Alaska. Um clone da ciperácea* Eriophrum angustifolium *crescendo numa área ocupada por outra espécie do mesmo gênero,* E. scheuchzeri. *A reprodução vegetativa, como esta de* E. angustifolium *aqui ilustrada, é característica de muitas plantas da tundra.*

Os campos dão lugar a savanas, desertos e florestas temperadas; eles são caracterizados por uma falta geral de árvores, exceto ao longo de cursos de água. Os solos mais produtivos para agricultura temperada são os solos dos campos.

Nas florestas temperadas decíduas, a maioria das árvores perde suas folhas durante os invernos frios (usualmente com neve), quando a umidade pode ser indisponível para o crescimento. Muitos gêneros são comuns às florestas temperadas decíduas do leste da América do Norte e leste da Ásia. As florestas temperadas decíduas são circundadas por florestas temperadas mistas e florestas de coníferas do norte, nas quais as coníferas desempenham um importante papel.



30.36
A distribuição da tundra ártica na América do Norte.

Comunidades distintas de escrubes, chamadas chaparral na América do Norte e maquis na região do Mediterrâneo, desenvolveram-se nas cinco áreas bem separadas do mundo que possuem clima mediterrâneo, um verão seco e uma estação de crescimento com um inverno frio e chuvoso. Tais comunidades ocorrem no oeste da América do Sul e do Norte, ao redor do Mediterrâneo, na Região do Cabo da África do Sul e no sudoeste da Austrália.

A taiga é uma vasta floresta de coníferas que se estende em faixas contínuas através da Eurásia e América do Norte e abaixo da Costa do Pacífico até o norte da Califórnia. Nos seus limites meridionais, a taiga é dominada por árvores altas com um luxuriante crescimento de briófitas e liquens; ao norte, ela consiste em vastas faixas monótonas de florestas com muito poucas espécies arbóreas. Ao norte da taiga está a tundra, uma região sem árvores que também se estende ao redor do Hemisfério Norte, principalmente sobre o Círculo Polar Ártico, em uma faixa que é interrompida apenas por massas de água. Tanto os limites setentrionais da taiga como toda a tundra estão embasados por *permafrost*. Devido ao *permafrost*, e especialmente devido às baixas taxas de evapotranspiração, os solos da tundra e da taiga são relativamente úmidos e altamente lixiviados de nutrientes.

CAPÍTULO 31

As Plantas e os Povos

31.1
Caçadores-coletores na Floresta do Congo da África Central. O homem acabou de capturar uma tartaruga; a mulher está carregando o cão da família. Os povos que devem obter o seu alimento dessa maneira não podem construir cidades.

de anos de evolução. Nossos antecedentes imediatos, os membros do gênero *Australopithecus*, apareceram inicialmente há não menos de 5 milhões de anos. Na África, mais ou menos naquela época, eles aparentemente divergiram a partir da linha evolutiva que deu origem aos chimpanzés e gorilas, nossos parentes mais próximos. Os representantes do gênero *Australopithecus* eram macacos que freqüentemente andavam sobre duas pernas.

Os primeiros seres humanos, membros do gênero *Homo*, que já eram maiores e usavam ferramentas, apareceram inicialmente há cerca de 2 milhões de anos. Certamente, eles evoluíram de membros do gênero *Australopithecus*, mas tinham cérebro muito mais volumoso, aparentemente associado com sua capacidade de usar ferramentas e reforçado por ela. Os antigos representantes do gênero *Homo* provavelmente subsistiram basicamente da coleta de alimentos (apanhando frutos e sementes; coletando ramos e folhas comestíveis; e cavando para a coleta de raízes), da alimentação a partir de animais mortos e ocasionalmente da caça. Eles aprenderam a usar o fogo há não menos que 1,4 milhão de anos. O seu estilo de vida aparentemente se assemelhava ao de alguns grupos humanos contemporâneos (Fig. 31.1). A nossa espécie, *Homo sapiens*, apareceu na África há aproximadamente 500.000 anos e na Eurásia há cerca de 250.000 anos.

Mais ou menos há 34.000 anos, o povo Neandertal, que era formado por indivíduos poderosamente robustos e de baixa estatura, desapareceu completamente. Eles foram substituídos por seres humanos essencialmente iguais a nós. A partir de então, nossos ancestrais produziram ferramentas cada vez mais complexas, a partir de pedra e também de ossos, marfim e chifres, materiais que não tinham sido usados antes. Eram excelentes caçadores, que se alimentavam de rebanhos de grandes animais, com os quais dividiam o seu ambiente. Eles começaram também a criar magníficas pinturas rituais nas paredes das cavernas. Os fundamentos da moderna sociedade haviam então sido lançados.

A Revolução Agrícola

OS PRIMÓRDIOS DA AGRICULTURA

Os seres humanos recentes, que substituíram os neandertalenses, muito cedo migraram por toda a superfície do globo. Eles colonizaram a Sibéria logo em seguida à sua aparição na Europa e na Ásia Ocidental, chegando à América em torno de 12.000 a 13.000 anos atrás. A sua migração em direção ao Leste ocorreu durante um dos períodos frios da época pleistocênica, quando as savanas, com os seus grandes rebanhos de mamíferos pastadores, eram muito espalhadas. À medida que esse povo migrava, ele deve ter ocasionado a extinção de muitas espécies desses animais. De qualquer modo, a caça extensiva pelos seres humanos, associada a profundas alterações climáticas, ocorreram ao mesmo tempo que esses animais iam desaparecendo de muitas partes do mundo.

Há cerca de 18.000 anos, os glaciais começaram a recuar, exatamente como tinha acontecido 18 ou 20 vezes antes, durante os dois milhões de anos precedentes. Florestas migraram para o norte na Eurásia e na América do Norte, enquanto as vegetações de campo tornaram-se menos extensas e os grandes animais a elas associados minguaram em número. Provavelmente, não mais do que 5 milhões de humanos existiam em todo o mundo, e eles gradualmente começaram a utilizar novas fontes de alimento. Alguns deles viviam ao longo da costa dos continentes, onde animais que poderiam ser usados localmente como fontes de alimento eram abundantes; outros, no entanto, começaram a cultivar plantas, obtendo assim uma fonte nova e relativamente segura de alimento.

O primeiro cultivo deliberado de sementes foi provavelmente uma conseqüência lógica de uma série simples de eventos. Por exemplo, os cereais silvestres (cereais são representantes da família da grama, Poaceae, que produzem grãos), em linguagem ecológica, são ervas oportunistas, isto é, elas crescem prontamente em áreas perturbadas, canteiros e terrenos desmatados, onde há poucas outras plantas com as quais competir. Algumas pessoas que coletavam esses grãos regularmente devem ter jogado acidentalmente alguns deles próximo aos seus acampamentos, ou plantado alguns grãos deliberadamente, e dessa forma criaram uma nova fonte confiável de alimento. Uma vez que essa seqüência de eventos se desencadeou, o cultivo teve início (Fig. 31.2). Em locais onde gramíneas e leguminosas eram abundantes e prontamente coletadas, os seres humanos devem ter permanecido por longos períodos de tempo, eventualmente aprendendo como aumentar as suas colheitas, através da guarda e plantio de suas sementes, da proteção de suas culturas contra ratos, pássaros e outras pragas, e da irrigação e da adubação.

Sob a influência do cultivo, as características das culturas das plantas domesticadas devem ter-se alterado gradualmente, à medida que os povos iam selecionando mais sementes de plantas com certas características específicas, porque tais atributos tornavam as plantas mais fáceis de serem coletadas, armazenadas ou usadas. Por exemplo, o eixo da espiga quebra-se facilmente nas espécies de trigo selvagem e grupos relacionados, dispersando assim as sementes maduras. Nas espécies cultivadas de trigo, o eixo da espiga é duro e mantém as sementes até o momento em que elas são coletadas. Sementes mantidas na espiga dessa maneira não seriam bem dispersas na natureza, mas podem ser colhidas facilmente pelos seres humanos para prover alimentação ou replantio. À medida que esse processo de seleção continua, uma espécie cultivada torna-se cada vez mais dependente do homem que a cultiva, do mesmo modo que o homem fica cada vez mais dependente da planta.

A AGRICULTURA NO VELHO MUNDO

A domesticação de plantas e animais começou há cerca de 11.000 anos na área conhecida como "Crescente Fértil" do Mediterrâneo oriental, em terras que se estendiam através de partes do que hoje constitui o Líbano, Síria, Turquia, Iraque e Irã. Nessa região, a cevada (*Hordeum vulgare*) e o trigo (*Triticum*) foram aparentemente as primeiras plantas a serem cultivadas, com a lentilha (*Lens culinaris*) e a ervilha (*Pisum sativum*) vindo logo em seguida (Fig. 31.3). Outras plantas que foram domesticadas bem cedo nessa área foram o grão-de-bico (*Cicer arietinum*), a fava (*Vicia* spp.), a oliveira (*Olea europaea*), e tamareira (*Phoenix dactylifera*), a romã (*Punica granatum*) e a parreira (*Vi-*

31.2
*Coleta (esquerda) e separação (direita) da palha do trigo (*Triticum*) pelo vento na Tunísia, Norte da África. Cultivos em pequena escala semelhantes a esse vêm ocorrendo ao redor da bacia do Mediterrâneo por mais de 10.000 anos.*

31.3
Duas das primeiras plantas a serem cultivadas no Oriente Próximo foram a cevada, Hordeum vulgare *(esquerda), e a ervilha,* Pisum sativum *(direita).*

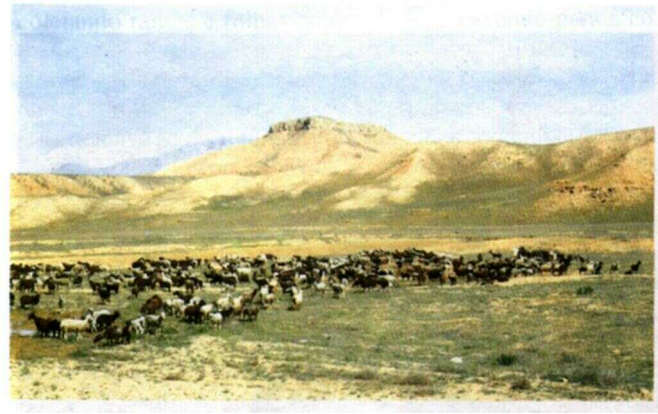
tis vinifera). O vinho feito de uvas e a cerveja feita a partir de cereais foram usados já nos tempos mais antigos. O linho (*Linum usitatissimum*) foi também cultivado muito cedo, provavelmente como fonte alimentícia (as sementes são comidas ainda hoje na Etiópia), mas também como fonte de fibra para tecidos.

Entre as primeiras plantas cultivadas, os cereais forneceram uma rica fonte de carboidratos, enquanto as leguminosas proviram uma abundante fonte protéica. As sementes das leguminosas situam-se entre as mais ricas em proteínas entre todas as plantas, e suas proteínas, por seu turno, são freqüentemente ricas naqueles ácidos aminados que são mal representados nos cereais. Não é surpresa, portanto, que as leguminosas venham sendo cultivadas, juntamente com os cereais, desde os primórdios da agricultura em várias partes do mundo. De toda a proteína consumida pelos seres humanos em todo o mundo, as plantas contribuem com aproximadamente 70% e os animais, com cerca de 30%. Apenas 18% do total protéico provêm de leguminosas; cerca de 70% originam-se de cereais, embora eles contenham porcentagens inferiores de proteína. Apesar dessas relações, as proteínas de leguminosas são muito importantes nas dietas humanas, e parece haver grandes possibilidades de se aumentar a qualidade — em termos de sua composição em ácidos aminados — das leguminosas que consumimos.

O cultivo de plantas tornou-se cada vez mais organizado com a passagem do tempo. Por exemplo, implementos especializados foram associados com a colheita e processamento dos grãos: alfanges de pedra, pedras para moagem, além de pilões feitos de pedra, já estavam em uso há mais de 10.000 anos. Mais ou menos 8.000 anos atrás, o homem começou a produzir vasos de cerâmica para o armazenamento de grãos. Ao mesmo tempo que as plantas estavam sendo primeiramente cultivadas no Oriente Médio, vários animais, inclusive cães (que devem ter sido os primeiros animais mantidos regularmente pelo homem), cabras, ovelhas, bois e porcos, foram também domesticados. Os cavalos foram domesticados mais tarde no sudoeste da Europa, os gatos no Egito e as galinhas no sudeste da Ásia; no entanto, todos esses animais espalharam-se rapidamente em todo o mundo.

Em todas as partes em que eles eram mantidos, os animais pastadores comiam as plantas que lhes eram disponíveis, quer fossem cultivadas ou não; eles produziam lã, pele, leite, queijo e ovos. Além disso, podiam eles mesmos ser comidos pelos seus donos. À medida que os seres humanos cresciam em número, iam formando rebanhos de animais pastadores tão grandes a ponto de começar a destruir as suas próprias pastagens, causando extensos danos ecológicos (Fig. 31.4). Boa parte do Oriente Médio e outras áreas áridas ao redor do Mar Mediterrâneo são ainda hoje muito sobrepastoreadas; com isso, os desertos continuam a se expandir, tal como vem ocorrendo desde a época em que se formaram os primeiros grandes rebanhos.

De qualquer modo, o homem tinha então fontes regulares de alimento, na forma de plantas e animais domesticados. Com isso, ele tornou-se capaz de organizar povoações, o que teve início há aproximadamente 10.000 anos, e cidades, cerca de 4.000 anos depois. A terra que fosse produtiva, e na qual o homem pudesse viver permanentemente, podia tornar-se propriedade, ser acumulada e passada aos descendentes. Desse modo, o mundo tornou-se dividido em grupos semipermanentes de proprietários e proletários, tal como é hoje.

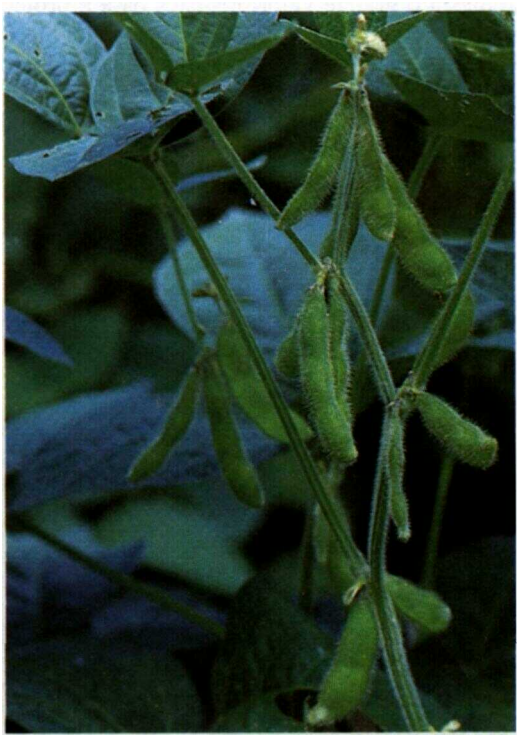


31.4
Rebanhos de animais domésticos, como essas ovelhas karakul no Afeganistão, devastaram grandes áreas da região do Mediterrâneo Oriental, à medida que o seu número crescia. Em muitas áreas, apenas plantas espinhosas ou tóxicas sobreviveram, enquanto os campos anteriormente férteis converteram-se em desertos.

A agricultura que se originara no Oriente Médio expandiu-se em direção noroeste, estendendo-se sobre boa parte da Europa e chegando à Bretanha mais ou menos em 4000 a.C. Ao mesmo tempo, a agricultura desenvolveu-se independentemente em outras partes do mundo. Há evidências de que a agricultura deve ter sido praticada na região subtropical do Rio Amarelo na China, em época quase tão remota quanto no Oriente Médio. Vários gêneros de cereais conhecidos como painços foram cultivados pelos seus grãos; o arroz (*Oryza sativa*), hoje um dos mais valiosos cereais do mundo, foi incluído entre eles. Mais tarde, o arroz desalojou os painços como cultura em quase toda a sua área de cultivo. A soja (*Glycine max*) vem sendo cultivada na China há pelo menos 3.100 anos (Fig. 31.5).

Em outras partes da Ásia subtropical, desenvolveu-se uma agricultura baseada no arroz, leguminosas distintas e raízes. Há alguma evidência arqueológica do cultivo do arroz na Tailândia há aproximadamente 10.000 anos, mas muitas pesquisas adicionais são necessárias, antes que essas datas possam ser estabelecidas com segurança. As condições úmidas e chuvosas dos trópicos tendem a destruir a maior parte das evidências com as quais o arqueólogo poderia traçar esses eventos antigos. Animais como os búfalos dos banhados, camelos e galinhas foram domesticados na Ásia muito tempo atrás, tornando-se elementos importantes nos sistemas de cultivo lá praticados (Fig. 31.6).

Plantas, como a mangueira (*Mangifera indica*) e várias espécies de *Citrus*, foram introduzidas no cultivo na Ásia tropical; outras, tais como o arroz e a soja, começaram a ser cultivadas bem mais ao Norte. A taioba (*Colocasia esculenta*) é uma planta alimentícia muito importante na Ásia tropical, onde ela é plantada pelos seus caules subterrâneos amiláceos; *Xantho-*



31.5
A soja, Glycine max, *tem sido uma importante cultura nos Estados Unidos apenas nos últimos 50 anos. Ela é uma das mais ricas fontes de nutrientes entre as plantas alimentícias, com sementes consistindo em 40 a 45% de proteína e 18% de óleos e gorduras. No Oriente, ela era usada para fazer queijo e molho de soja, entre outros produtos. A soja pode ser cultivada com bons resultados em regiões temperadas; os Estados Unidos produzem mais da metade da produção mundial da cultura. Como a maioria das leguminosas, a soja abriga bactérias fixadoras de nitrogênio em suas raízes, através das quais ela consegue obter nitrogênio para o seu próprio crescimento e para enriquecer o solo. A soja é freqüentemente cultivada em rotação com o milho nos Estados Unidos, primariamente para interromper os ciclos de nematóides e pragas de insetos que atacam essas duas culturas fundamentais.*

(a)

(b)

31.6
O arroz, Oryza sativa, *fornece metade do alimento consumido por mais ou menos 1,6 bilhão de pessoas e mais de um quarto do alimento de outros 400 milhões. Ele vem sendo cultivado há pelo menos 6.000 anos, sendo hoje plantado em 145 milhões de hectares, apenas 11% das terras aráveis do mundo. O arroz é a fonte de várias espécies de bebidas alcoólicas, inclusive o saquê, uma espécie de vinho que é uma bebida tradicional no Japão. Quando o arroz é cultivado em campos alagados, criam-se simultaneamente peixes, que são pescados na época da colheita do arroz. Desde o seu estabelecimento em 1962, o Instituto Internacional de Pesquisa do Arroz, nas Filipinas, tem feito importantes contribuições para o melhoramento dessa cultura. Vêem-se aqui* (a) *arroz em terraços e* (b) *búfalo-do-banhado sendo usado para cultivar arroz em Bali, Indonésia.*

soma é uma planta alimentícia dos trópicos do Novo Mundo, afim à taioba. *Colocasia* e outros gêneros semelhantes, incluindo *Xanthosoma*, são uma fonte de poi, uma fonte amilácea básica das ilhas do Pacífico, incluindo o Havaí, onde essas plantas foram trazidas por colonizadores polinésios há cerca de 1.500 anos.

A banana (*Musa* × *paradisiaca*) situa-se entre as mais importantes plantas domesticadas que vieram da Ásia tropical; seus frutos são um alimento básico em todas as partes tropicais do mundo. Variedades amiláceas de bananas, como a banana-de-são-tomé e a banana-da-terra, são muito mais importantes como fonte de alimento em países tropicais, onde 2/3 do total de bananas cultivadas são consumidos, do que as variedades doces, que são mais conhecidas nas regiões temperadas. As bananas silvestres têm sementes grandes, duras, mas as variedades cultivadas, do mesmo modo que muitas variedades de frutas cítricas, são desprovidas de sementes. A banana chegou à África há cerca de 2.000 anos, e foi trazida para o Novo Mundo logo depois das viagens de Colombo.

Já havia também domesticação de plantas comestíveis na África, mas, de novo, temos poucas evidências diretas sobre a época de sua origem. De qualquer modo, há um intervalo de pelo menos 5.000 anos entre as origens da agricultura no Crescente Fértil e a sua aparição no extremo sul do continente africano. Cereais, como o sorgo (*Sorghum* spp.) e várias espécies de painços (*Pennisetum* spp. e *Panicum* spp.), além de vários tipos de legumes (inclusive o quiabo, *Hibiscus esculentus*), várias culturas de caules e raízes tuberosas (principalmente o inhame, *Dioscorea* spp.) e uma espécie de algodão (*Gossypium*), foram todos introduzidos no cultivo primeiramente na África. Várias espécies de algodão têm larga ocorrência como plantas silvestres, principalmente em climas amenos porém sazonais, e são obviamente úteis; os longos tricomas de suas sementes podem facilmente ser tecidos (Fig. 31.7). Fragmentos de tecido de algodão com 4.500 anos de idade foram encontrados na Índia. As sementes de algodão são também usadas como fonte de óleo, e a torta da semente, que resulta após a extração do óleo por compressão mecânica, é usada para alimentar animais. O café (*Coffea arabica*) é outra cultura de origem africana. Ele entrou em cultivo muito mais tarde que outras plantas aqui mencionadas, mas é agora uma cultura comercial muito importante nos trópicos.

A AGRICULTURA NO NOVO MUNDO

Um desenvolvimento paralelo da agricultura teve lugar nas Américas do Norte e do Sul. Parece que nenhuma planta domesticada foi trazida pelo homem do Velho para o Novo Mundo antes de 1492. Os cães foram, certamente, introduzidos por povos que migraram para a América do Norte através dos Estreitos de Bering, mas foram a única espécie de animal doméstico que esses seres humanos trouxeram consigo. Isso atesta o grande valor dos cães para a proteção, caça, pastoreio e, comumente, como uma fonte de carne. Isso pode também estar relacionado à domesticação muito antiga dos cães.

As plantas que entraram em cultivo no Novo Mundo eram muito distintas daquelas cultivadas no Velho Mundo. Em lugar do trigo, cevada e arroz, havia o milho (*Zea mays*; Fig. 31.8), e em lugar de lentilhas, ervilhas e grãos-de-bico, os habitantes do

31.7
O algodão (Gossypium), *que é, entre as plantas cultivadas como fibra, uma das mais úteis, parece ter sido domesticado independentemente na África e/ou Índia (a mesma espécie de algodão é cultivada em ambas as áreas), México (outra espécie) e oeste da América do Sul (uma terceira espécie). O algodão tem sido cultivado por milhares de anos para produção de tecidos e tornou-se uma importante fonte de óleo comestível durante o século passado. O algodão que é hoje cultivado amplamente no mundo todo é um poliplóide originado no Novo Mundo; as espécies diplóides do Velho Mundo são cultivadas mais localmente.*

31.8
O milho, Zea mays, *a mais importante cultura vegetal nos Estados Unidos. A princípio usada principalmente para a alimentação humana, o milho é agora um dos principais alimentos para os animais domésticos. Nos Estados Unidos, cerca de 80% da cultura é consumida por animais. Nos tempos de Colombo, o milho era cultivado desde o sul do Canadá até o sul da América do Sul. Cinco tipos principais são reconhecidos, entre eles o milho para farinha, o milho para pipoca, o milho doce e o milho denteado. Este possui uma depressão em cada grão e é o responsável primariamente pela produtividade do cinturão do milho dos EUA, sendo usado principalmente como ração animal.*

Novo Mundo cultivavam o feijão comum (*Phaseolus vulgaris*), outra espécie de feijão (*Phaseolus lunatus*) e o amendoim (*Arachis hypogaea*), entre outras leguminosas. Entre as outras importantes plantas cultivadas no México, estavam o algodão (*Gossypium* spp.), as pimentas (*Capsicum* spp.), os tomates (*Lycopersicon* spp.), o tabaco (*Nicotiana tabacum*), o cacau (*Theobroma cacao*, que fornece o principal ingrediente do chocolate), o abacaxi (*Ananas comosus*), morangas e abóboras (*Cucurbita* spp.) e o abacate (*Persea americana*). O algodão foi domesticado independentemente no Velho e Novo Mundo, com diferen-

A Origem do Milho

As espigas do milho diferem tanto daqueles dos seus ancestrais, que espécies do progenitor silvestre não foram reconhecidas por muitos anos. Agora sabemos, no entanto, que o milho (*Zea mays* subsp. *mays*) é simplesmente a forma domesticada de uma gramínea alta, o teosinte anual sul-mexicano (*Zea mays* subsp. *parviglumis*). As plantas do teosinte têm centenas de espigas pequenas, estreitas, cada uma com 5 a 12 frutos em duas fileiras (cada fruto envolvendo permanentemente um grão), que se desarticulam e são liberados quando maduros. Como os envoltórios dos grãos são lenhosos e não separáveis dos grãos, a farinha que resulta da moagem dos frutos é impalatável. As várias espécies de teosinte crescem desde a região Sul de Chihuahua, México, até a Nicarágua. Todas são capazes de formar híbridos com o milho e o fazem de modo espontâneo quando o milho e o teosinte crescem juntos (os híbridos são conhecidos como *maíz de coyote*, ou milho silvestre).

O milho é conhecido apenas como uma planta cultivada e não poderia sobreviver por si só em condições naturais. Além de seus grãos serem vulneráveis, eles estão permanentemente presos ao eixo central (o "sabugo" do milho) e permanentemente protegidos por muitas bainhas foliares sobrepostas (as "palhas") que não permitiriam a disseminação, mesmo se os grãos fossem livres. Em resumo, a espiga do milho é um artefato agrícola bem embalado, altamente produtivo e facilmente colhido, com todas as suas principais características selecionadas pelos antigos agricultores.

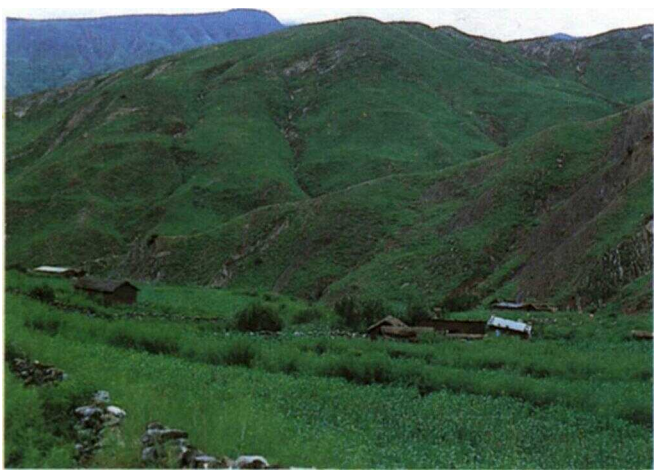
A domesticação do milho, que começou no sul do México há mais de 7.000 anos, obviamente envolveu a transformação dos grãos do teosinte em algo acessível como alimento, bem como o aumento do grão e da espiga, além de melhorias nas condições de sua colheita. Como resultado da seleção humana por essas características, o milho tornou-se tão distinto do teosinte quanto o girassol cultivado, que não é ramificado e possui um só capítulo (inflorescência), difere do seu ancestral, altamente ramificado e dotado de muitas inflorescências. Tanto o milho quanto o girassol têm todos os seus recursos reprodutivos de um ramo concentrados em uma estrutura terminal gigantesca, com muitas sementes, a espiga de milho ou a inflorescência do girassol, que resultam em colheita mais fácil e alto rendimento.

Porém, a evolução do milho teve uma peculiaridade própria. Um teosinte silvestre parece-se com um gigantesco candelabro, com o caule principal e cada um dos vários longos ramos laterais terminando num pendão estaminado, enquanto as numerosas espigas pistiladas ficam abrigadas dentro das bainhas foliares. No milho, apenas o caule principal retém o pendão, enquanto um ou dois ramos laterais muito curtos terminam numa espiga gigante, solitária e coberta por bainhas. Em outras palavras, a mesma (homóloga) posição ocupada por um pendão (masculino) no teosinte é ocupada no milho por uma espiga (feminina). Por isso, Hugh Iltis, da Universidade de Wisconsin, Madison, sugeriu que a espiga do milho não poderia ter derivado de uma espiga de teosinte, mas derivou-se de uma porção terminal de um pendão de teosinte, ou de fato de uma estrutura originalmente masculina (estaminada). Um drástico efeito dessa mudança de sexo foi o encurtamento e o espessamento do eixo da inflorescência (o sabugo) e do ramo lateral sobre o qual ele se assenta (o escapo). Anormalidades sexuais dramáticas (por exemplo, "sementes do pendão", "caudas" masculinas na espiga), que são muito comuns no milho, não o são no teosinte, e são ou o resultado de mutação genética ou são facilmente induzidas em alguns indivíduos por condições ambientais especiais — por exemplo, noites frias, dias curtos e herbicidas hormonais. (Tais mudanças drásticas poderiam também estar relacionadas com a transposição genética no milho; esses estudos renderam o Prêmio Nobel para Barbara McClintock.) A anormalidade que mais provavelmente desencadeou a seleção humana deve ter sido a ocorrência no pendão do teosinte das tais "sementes do pendão", as quais, não estando encerradas em envoltórios lenhosos como nas espigas do teosinte (portanto, nuas), eram utilizáveis como alimento desde o início. Os ameríndios, uma vez estabelecidos no México e conhecedores dos elementos da agricultura, observaram essa nova fonte de alimento, guardaram e plantaram suas sementes e, após séculos de seleção, inventaram a maravilhosa cultura que chamamos milho, a partir de uma planta basicamente inútil.

Um desenvolvimento novo o estimulante na história da evolução do milho foi a descoberta de uma nova espécie de teosinte perene, *Z. diploperennis*. Essa planta rara foi encontrada pela primeira vez em 1977 no sudoeste do México por Rafael Guzmán, na época um estudante de graduação da Universidade de Guadalajara, tendo sido reconhecida em 1978 como uma nova espécie por Hugh Iltis, John Doebley e colaboradores em Madison. Ela é interfértil com o milho anual e transporta os genes de resistência a sete dos nove principais vírus que infectam o milho nos Estados Unidos; para cinco deles, desconhece-se qualquer outra forma de resistência. As implicações econômicas são óbvias, quando se considera o valor das colheitas de milho em escala mundial — quase 60 bilhões de dólares apenas em 1991. Variedades de milho resistentes a vírus são agora cultivadas na África do Sul após incorporação de genes de *Z. diploperennis*. Através do uso desses genes, os melhoristas vegetais têm tentado desenvolver um milho semiperene, que poderia ser útil em jardins domésticos de regiões tropicais e que tem sido testado na Argentina. *Zea diploperennis* ocorre naturalmente apenas em três pequenas áreas, totalizando um pouco mais de 200 hectares, nas florestas cobertas de nuvens da Sierra de Manatlán, uma cadeia montanhosa entre Guadalajara e Puerto Vallarta. Ali, ela poderia muito bem ter sido destruída pela expansão das culturas e criação de gado, sem nunca ter sido conhecida pela ciência. A fim de proteger essa espécie e a rica flora e fauna associadas (que inclui jaguatiricas, jaguares e leões-da-montanha), uma grande reserva natural da bioesfera e um laboratório de pesquisa foram estabelecidos pela Universidade de Guadalajara.

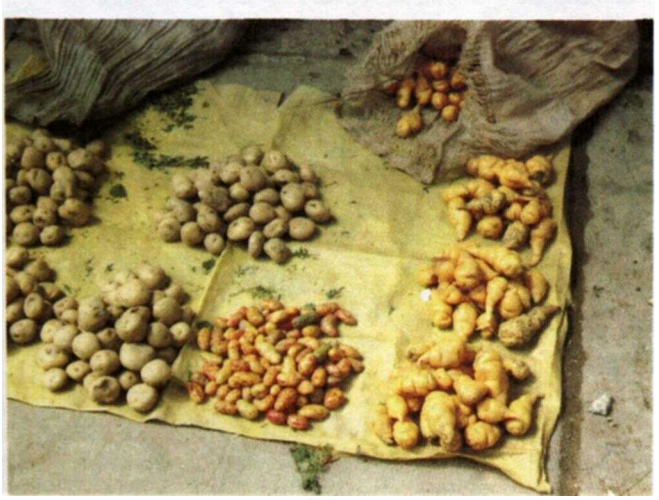
tes espécies envolvidas nos diferentes centros de domesticação. Seu cultivo pelo homem no México remonta há pelo menos 4.000 anos, e no Peru o seu cultivo é ainda mais antigo. As espécies do Novo Mundo são poliplóides, e representam a fonte de quase todo o algodão que é cultivado em todo o mundo hoje; ao contrário, os algodões do Velho Mundo são diplóides. Depois que as diversas plantas cultivadas do Novo Mundo foram descobertas pelos europeus, após as viagens de Colombo, muitas delas foram introduzidas em cultivo na Europa, irradiando-se de lá para o resto do Mundo. Algumas dessas plantas eram não apenas totalmente novas para os europeus, como outras, tais como as espécies de algodão do Novo Mundo, eram melhores que as formas já em cultivo na Eurásia, e de fato logo as substituíram.

A mais antiga evidência de plantas domesticadas no México data de cerca de 9.000 anos atrás, mas a agricultura extensi-

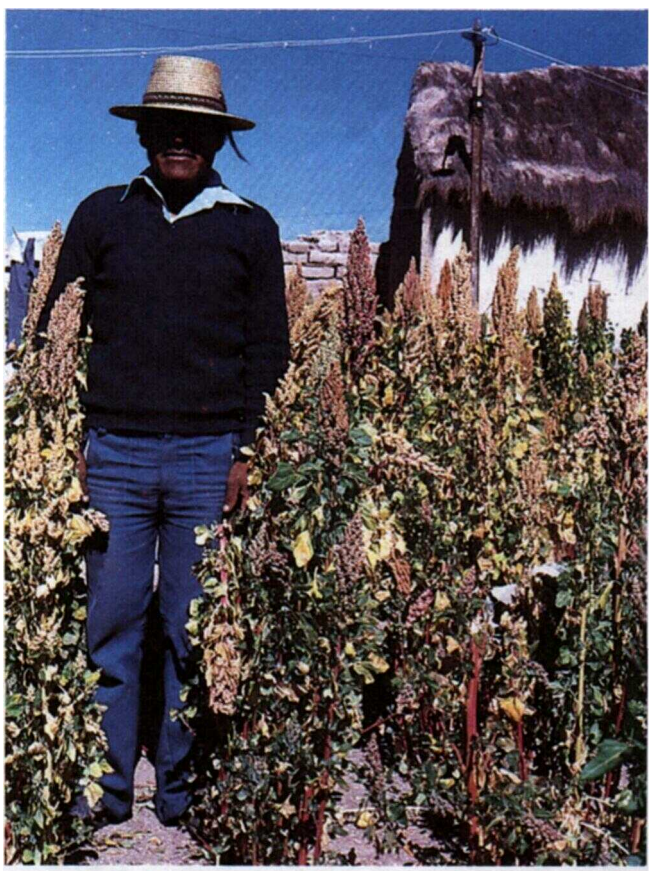


(a)

(b)



(c)



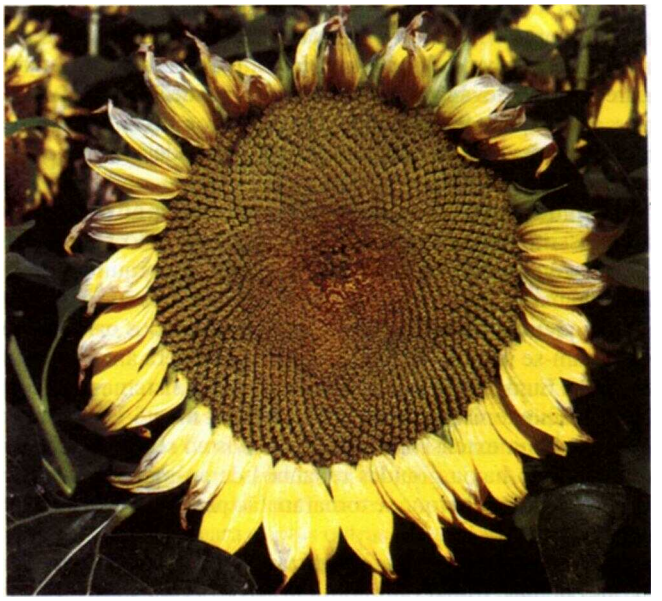
(d)

31.9
Uma forma distinta de agricultura foi desenvolvida em grandes altitudes nos Andes da América do Sul. (a) *Campos cultivados nas montanhas do Noroeste da Argentina.* (b) *Um campo de batata* (Solanum tuberosum) *no Equador. Apenas uma seleção limitada da diversidade genética disponível de batatas tem sido usada para o melhoramento da cultura, uma das mais importantes do mundo.* (c) *Três das quatro principais culturas de órgãos subterrâneos cultivadas nos Andes, aqui mostradas à venda no mercado da Tarma, Peru — batatas* (Solanum tuberosum)*, anhu* (Tropaeolum tuberosum) *e ulucu* (Ullucus tuberosus)*. O ulucu, que pode crescer em altitudes maiores que a batata, forma tubérculos grandes e nutritivos; ele pode muito bem tornar-se uma cultura útil em todas as partes do mundo. A quarta cultura de órgãos subterrâneos que é comum nos Andes é a oca* (Oxalis tuberosa)*, que é cultivada em escala limitada na Nova Zelândia e outras regiões. Os tubérculos de todas essas quatro plantas são naturalmente secos a baixa temperatura pelos agricultores andinos, após o que eles podem facilmente ser estocados para o consumo posterior.* (d) *A quinoa* (Chenopodium quinoa)*, planta da família da beterraba* (Chenopodiaceae) *e que produz sementes, é uma importante cultura nos Andes — aqui mostrada sob cultivo no Chile; está agora sendo testada para um cultivo mais generalizado.*

va parece não ter-se estabelecido até bem mais tarde. A evidência assim sugere que a domesticação de plantas começou mais tarde no Novo Mundo do que na Eurásia. Muitas das culturas que foram originalmente domesticadas no México de algum modo se espalharam desde a América Central e México em direção norte até o Canadá. Culturas semelhantes foram também amplamente mantidas em todas as terras baixas e planaltos medianos da América do Sul. De fato, é possível que a agricultura tenha se desenvolvido independentemente no México e no Peru, embora a questão não possa ser definida com as evidências ora disponíveis. A evidência mais antiga da agricultura no Peru é quase tão remota quanto aquela do México, sendo que algumas plantas domésticas, como o tomate e o amendoim, podem muito bem ter sido introduzidas da América do Sul no México, pelo homem.

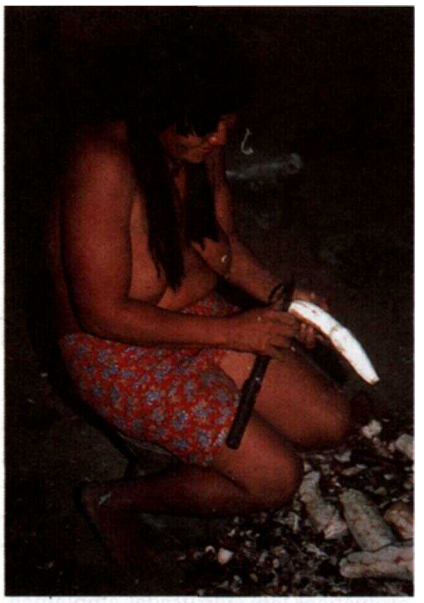
Nos Andes setentrionais da América do Sul, um tipo particular de agricultura foi desenvolvido (Fig. 31.9), baseado em culturas de tubérculos, tais como a batata (*Solanum tuberosum* e outras espécies relacionadas), e em culturas de sementes, como os tremoços (*Lupinus* spp., da família Fabaceae) e *Chenopodium quinoa*. As batatas eram cultivadas em todas as terras altas da América do Sul na época de Colombo, mas elas não chegaram à América Central e México até que fossem levadas pelos espanhóis. Elas se tornaram um dos mais importantes alimentos na Europa durante dois séculos, fornecendo mais do que duas vezes a quantidade de calorias por hectare que o trigo.

Outras culturas foram primeiramente estabelecidas fora desses centros principais. Por exemplo, o girassol (*Helianthus annuus*) foi domesticado por nativos americanos que viviam no que são agora os Estados Unidos (Fig. 31.10). Uma outra importante cultura do Novo Mundo, a mandioca (*Manihot esculenta*), foi domesticada em áreas mais secas da América do Sul, mas é agora cultivada em larga escala nos trópicos (Fig. 31.11).



31.10
O girassol, Helianthus annuus, *uma importante cultura, graças ao óleo que é obtido de suas sementes, foi inicialmente domesticado há pelo menos 3.000 anos no que é atualmente a região central dos Estados Unidos.*

Embora a batata comum, ou inglesa, seja um membro da família da beladona (Solanaceae), a batata doce (*Ipomoea batatas*), como você deve saber caso alguma vez tenha visto um campo dessa planta em flor, é um representante das Convolvulaceae, sendo, portanto, não relacionada muito estreitamente à batata inglesa. Na época das viagens de Colombo, a batata doce era



(b)

31.11
A mandioca, Manihot esculenta, *uma das mais importantes culturas de órgãos subterrâneos em todas as regiões tropicais. A tapioca é produzida a partir do amido extraído das raízes dessa planta. Algumas das linhagens cultivadas, as mandiocas bravas, contêm substâncias cianogênicas venenosas, que devem ser removidas antes que a raiz seja ingerida.* (a) *Mandioca cultivada na clareira de uma floresta no sul da Venezuela.* (b) *Uma mulher tirió no sul do Suriname, descascando uma mandioca para prepará-la para o cozimento.*

extensamente cultivada nas Américas Central e do Sul, mas era também muito comum em algumas ilhas do Pacífico, tão remotas quanto a Nova Zelândia e o Havaí, para onde deve ter sido aparentemente levada pelo homem no curso de suas antigas viagens. Subseqüentemente ao tempo de Colombo, a batata doce tornou-se uma cultura muito importante em toda a África e Ásia tropical.

Muito poucos animais foram domesticados no Novo Mundo. O assim chamado "*Muscovy duck*" (que não se originou em Moscou, apesar de seu nome), o peru, o porquinho-da-índia, a lhama e a alpaca estão entre os poucos que aí se originaram. Pequenas cidades, e até grandes aglomerados urbanos, organizaram-se no Novo Mundo, como já ocorrera anteriormente em toda a Eurásia, em todos os locais em que sistemas agrícolas eram suficientemente desenvolvidos para mantê-las. Campos agrícolas eram extensivamente cultivados ao redor de tais centros, mas não havia grandes rebanhos de animais domésticos, comparáveis àqueles que se tornaram tão proeminentes na Europa e Ásia.

Quando os europeus colonizaram o Hemisfério Ocidental, no entanto, trouxeram com eles os seus rebanhos. Com o tempo, tais rebanhos causaram o mesmo tipo de ampla destruição ecológica em algumas partes do Novo Mundo, comparáveis àquelas que tinham ocorrido há alguns milênios antes no Oriente Médio e outros locais da Eurásia. Muitas comunidades vegetais não podem ser rapidamente convertidas em pastagens. Por exemplo, a abertura extensiva de clareiras em florestas tropicais úmidas para servir de pastagens tem sido enormemente destrutiva em todas as partes em que foi aplicada. Em geral, as pastagens em tais áreas são produtivas apenas a curto prazo, até que os nutrientes no solo venham a se esgotar, e são quase sempre abandonadas em prazos não superiores a 10 ou 15 anos.

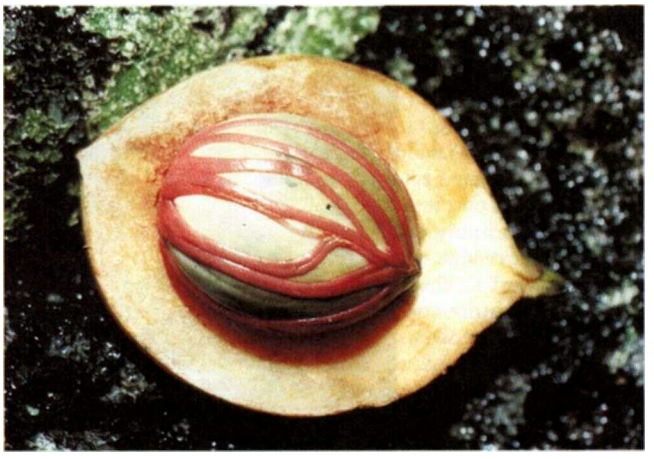
ESPECIARIAS E ERVAS AROMÁTICAS

As substâncias que são produzidas pelas plantas primariamente para defendê-las de insetos e outros herbívoros foram discutidas no Cap. 19. Essas substâncias contribuem com os aromas e sabores de muitas plantas e, desse modo, acrescentam atributos que têm sido utilizados pelo homem desde épocas pré-históricas. Algumas dessas substâncias fazem com que as plantas sejam tóxicas para o homem e outros animais, mas outras contribuem com características que para o homem são desejáveis.

Especiarias — as partes das plantas fortemente aromáticas, geralmente ricas em óleos essenciais — podem ser derivadas de raízes, cascas, sementes, frutos e gemas. **Ervas aromáticas**, por outro lado, são geralmente as folhas de plantas não-lenhosas, embora a folha de louro e uns outros poucos condimentos derivados de árvores e arbustos sejam também considerados ervas aromáticas. Na prática, uma parte das especiarias e ervas se confunde. Ambas vêm sendo tradicionalmente usadas pelo homem para temperar alimento, especialmente quando o alimento se estragava ou se deteriorava ligeiramente.

Especiarias e ervas aromáticas têm sido usadas amplamente em culinária há tanto tempo até onde chegam os nossos registros; a procura por especiarias desempenhou um papel fundamental nas grandes viagens de portugueses, holandeses e ingleses que começaram no século 13 e acabaram levando às descobertas do Hemisfério Ocidental. As mais importantes especiarias provieram dos trópicos da Ásia; elas foram responsáveis pelas viagens e também por um grande número de conflitos bélicos. Lá pelo terceiro século antes de Cristo, caravanas de camelos — que precisavam freqüentemente de dois anos para a viagem — estavam carregando especiarias da Ásia tropical de volta para as civilizações da região do Mediterrâneo. Entre essas especiarias, estavam a canela (a casca de *Cinnamomum zeylanicum*), a pimenta-do-reino (os frutos secos e moídos de *Piper nigrum*; Fig. 31.12), o cravo (as gemas florais de *Eugenia aromatica*), o cardamomo (as sementes de *Elettaria cardamomum*), o gengibre (o rizoma de *Zingiber officinale*), além da noz-moscada e macis (respectivamente, as sementes e a cobertura externa seca das sementes de *Myristica fragrans*; Fig. 31.13). Quando os romanos aprenderam que, valendo-se das mudanças sazonais das monções, poderiam chegar à Índia por mar através de Aden, eles abreviaram a viagem em

31.12
A pimenta-do-reino (Piper nigrum) *é conhecida há milhares de anos como uma importante especiaria.*



31.13
A noz-moscada (Myristica fragrans) *é uma das mais importantes especiarias da Ásia tropical. A noz-moscada propriamente dita é obtida das sementes moídas, enquanto a especiaria macis provém do envoltório carnoso das sementes, visto aqui como estrias de tecido vermelho.*

cerca de um ano — mas ainda assim era uma empreitada altamente perigosa e incerta. Um menor número de especiarias adicionais, incluindo a baunilha (os frutos secos e fermentados da orquídea *Vanilla planifolia*; ver Fig. 19.17), a pimenta vermelha (*Capsicum* spp.) e a pimenta-da-jamaica (as bagas de *Pimenta officinalis*), vieram dos trópicos do Novo Mundo após as viagens de Colombo.

Na Europa e na região do Mediterrâneo, havia geralmente muitas espécies distintas de ervas nativas, algumas que eram familiares localmente e, talvez por essa razão, não tão apreciadas quanto as especiarias disponíveis somente em terras distantes. Destaque especial entre essas ervas merecem os representantes da família da menta (Menthaceae). Incluem-se aí o timo (*Thymus* spp.), a menta (*Mentha* spp.), o basilicão (*Ocimum basilicum*), o orégano (*Origanum vulgare*) e a sálvia (*Salvia* spp.). Também eram importantes os membros da família da salsa (Apiaceae), onde se incluem a salsa (*Petroselinum crispum*) o aneto (*Anethum graveolens*), a alcaravia (*Carum carvi*), a erva-doce (*Foeniculum vulgare*), o coriandro (*Coriandrum sativum*) e o anis (*Anethum graveolens*). Alguns membros dessa família (a salsa, por exemplo) são cultivados primariamente pelas suas folhas e alguns (como a alcaravia), pelas suas sementes, mas muitos (como o aneto e o coriandro) o são por ambas as partes.

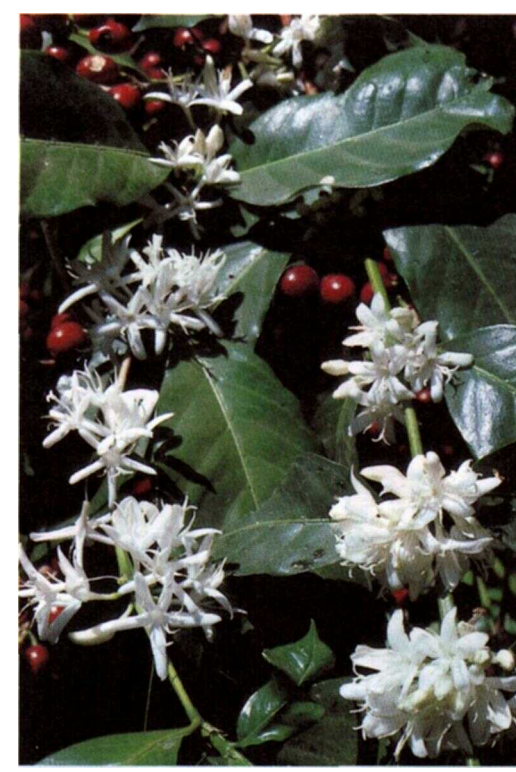
Artemisia dracunculus é uma erva que consiste em folhas de uma planta que pertence ao mesmo gênero da losna. A semente de mostarda (*Brassica nigra*), que pode ser moída para constituir a especiaria que chamamos mostarda, da mesma forma provém de uma planta nativa da Eurásia. As folhas de louro, tradicionalmente obtidas da árvore *Laurus nobilis* da região do Mediterrâneo (mas agora também obtidas de *Umbellularia californica*, da Califórnia e Oregon), são uma outra especiaria, derivada de um representante de regiões temperadas da família Lauraceae, predominantemente tropical. O açafrão, que é muito conhecido no Oriente Médio e regiões adjacentes, consiste nos estigmas secos de *Crocus sativus*, uma planta pequena, dotada de bulbos, da família da íris (Iridaceae). Os estigmas são coletados com muito esforço com as mãos, o que explica o preço extremamente elevado do açafrão e o fato de ele ser tão apreciado — tanto pela sua cor quanto pelo seu sabor.

O café, *Coffea arabica* (Fig. 31.14), e o chá, *Camellia sinensis*, fornecem as duas mais importantes bebidas do mundo; ambos são consumidos primariamente devido ao alcalóide estimulante, cafeína, que eles contêm. O café é preparado a partir de sementes do cafeeiro que foram secas, tostadas e moídas, enquanto o chá é preparado a partir das porções caulinares folhosas da planta do chá. O café, como mencionado anteriormente, foi domesticado nas montanhas do nordeste da África, enquanto o chá foi primeiramente cultivado nas montanhas da Ásia subtropical; ambos são agora culturas espalhadas por todas as regiões quentes do mundo. O café provê agora o sustento para alguns 25 milhões de pessoas em todo o mundo, além de representar a principal fonte de divisas para as 50 nações tropicais que o exportam. Um terço do suprimento mundial de café vem do Brasil.

A AGRICULTURA MUNDIAL

Durante os últimos 500 anos, as importantes culturas têm sido introduzidas em todo o mundo e cultivadas em qualquer local onde elas se dão bem. Os principais cereais — trigo, arroz e milho — são cultivados em todos os locais onde o clima permite. As plantas desconhecidas na Europa antes das viagens de Colombo, inclusive o milho, o tomate e as pimentas do gênero *Capsicum*, são agora cultivadas em todo o mundo. O girassol, primeiramente domesticado na área que corresponde hoje aos Estados Unidos, produz agora mais da metade do seu rendimento mundial na Rússia. Os girassóis estão também substituindo as tradicionais oliveiras como fonte de óleo em muitas partes da Espanha e outras áreas da região do Mediterrâneo. Em todo o mundo, o girassol é agora extensivamente cultivado pelo seu óleo, perdendo apenas para a soja, entre as plantas cultivadas com esse propósito.

Algumas culturas tropicais também se tornaram vastas. Por exemplo, a borracha (derivada de várias espécies de árvores do gênero *Hevea*, da família Euphorbiaceae) foi introduzida no cultivo em escala comercial há cerca de 150 anos. A principal área de produção da borracha localiza-se na Ásia tropical. Para a borracha, assim como para muitas outras culturas, o cultivo fora das áreas de onde as plantas são nativas parece ser favorecido; as plantas ficam livres das pestes e outras doenças que as agridem nas suas regiões nativas. O dendezeiro (*Elaeis guineensis*) é nativo da África ocidental, mas agora é cultivado em todas as regiões tropicais. Embora ele venha sendo cultivado em escala comercial há apenas 75 anos, o óleo de dendê situa-se entre as mais importantes culturas rentáveis dos trópicos na atualidade. Entre



31.14
O café, Coffea arabica, *é uma importante cultura de exportação em todas as regiões tropicais do mundo. É um importante membro da família Rubiaceae, tal como a quina* (Cinchona), *que produz o alcalóide quinina, importante medicinalmente. As Rubiaceae são uma das maiores famílias de angiospermas, com cerca de 6.000 espécies, principalmente tropicais.*

as demais, citam-se o café e a banana, ambas muito difundidas. O cacaueiro, que foi primeiramente semidomesticado nos trópicos do México e América Central, é agora uma importante cultura na África Ocidental (Fig. 31.15). A cana-de-açúcar (*Saccharum officinarum*) foi domesticada na Nova Guiné e regiões adjacentes, enquanto as beterrabas foram desenvolvidas na Europa, a partir de outros representantes de suas espécies, já em cultivo na época. Os inhames (*Dioscorea* spp.) são uma importante cultura de órgãos subterrâneos cultivada amplamente nos trópicos, algumas delas na África ocidental, outras no Sudeste da Ásia, e umas poucas — menos importantes — são cultivadas na América Latina. Os melhores inhames estão agora espalhados pelos trópicos e fornecem o alimento básico para grandes áreas. A mandioca (*Manihot* spp.) é outra cultura de órgãos subterrâneos muito importante. Originária de regiões sazonalmente secas da América Latina, a mandioca é agora cultivada em abundância na África e na Ásia (Fig. 31.11).

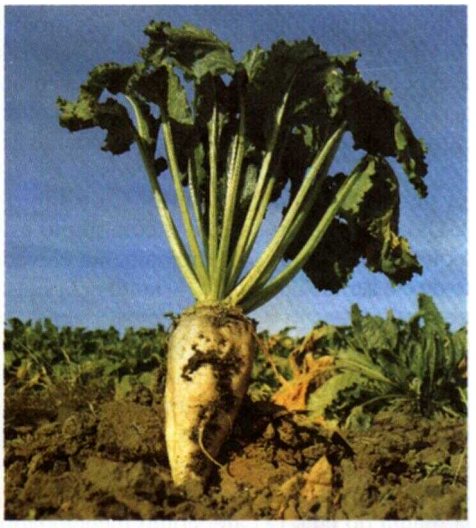
Outra entre as mais importantes plantas cultivadas nos trópicos é o coqueiro (*Cocos nucifera*), que parece ter-se originado no Pacífico ocidental ou em uma região tropical da Ásia, mas foi difundido no Pacífico ocidental e central, antes das viagens européias de exploração; comunidades naturais de coqueiros são raras no Pacífico oriental, existindo algumas poucas na América Central. A vasta ocorrência do coqueiro pode ser conseqüência da dispersão natural dos frutos que flutuam no mar, e não devida à intervenção humana. Cada árvore produz 50 a 100 cocos por ano, que são uma rica fonte de proteína, óleo e carboidratos. As cascas e as fibras do coco, as folhas e o tronco são usados para a produção de muitos itens úteis, entre eles tecidos, construções e utensílios; nós comemos o endosperma sólido e leitoso.

31.15
O cacau (Theobroma cacao), *a matéria-prima para a produção do chocolate. Os frutos, aqui mostrados, contêm várias sementes grandes. O cacau foi inicialmente domesticado no México, onde o chocolate era apreciado como bebida pelos astecas; às vezes, as sementes eram usadas como dinheiro.*

A agricultura moderna tornou-se altamente mecanizada nas regiões temperadas e também em algumas partes dos trópicos. Ela tem-se tornado também altamente especializada em apenas seis espécies de plantas — trigo, arroz, milho, batata, batata-doce e mandioca — as quais provêem, direta ou indiretamente (isto é, depois de serem comidas pelos animais), mais de 80% das calorias consumidas pelos seres humanos. Essas plantas são ricas em carboidratos, mas não fornecem uma dieta balanceada. Elas são em geral ingeridas juntamente com leguminosas, como o feijão comum, ervilhas, lentilhas, amendoim e soja, que são ricas em proteínas, e com verduras, tais como a alface, o repolho, o espinafre (*Spinacia oleracea*) e a acelga, que são abundantes fontes de vitaminas e minerais. Plantas, como o girassol e a oliveira, fornecem os lipídios, que também são necessários na dieta humana.

Adicionalmente às seis principais culturas alimentícias, há oito outras de considerável importância para o homem: cana-de-açúcar, beterraba (Fig. 31.16), feijão, soja, cevada, sorgo, coco e banana. Juntas, essas 14 espécies de culturas constituem a grande maioria das que são amplamente cultivadas como fontes alimentícias.

Há grandes diferenças regionais na dieta humana. Por exemplo, o arroz (Fig. 31.6) provê mais de 3/4 da dieta em muitas partes da Ásia, enquanto o trigo (Fig. 31.17) é igualmente dominante em partes da América do Norte e da Europa. O milho pode ser cultivado satisfatoriamente em muitas partes do mundo apenas com irrigação suplementar, o que geralmente não é ne-



31.16
A beterraba, Beta vulgaris. *A beterraba produtora de açúcar é simplesmente uma variedade da beterraba comum — selecionada de linhagens cultivadas anteriormente para ração e não aquelas usadas para alimentação humana — na qual o conteúdo de açúcar foi aumentado de cerca de 2% para mais de 20%. As beterrabas foram domesticadas na Europa, onde suas folhas são há muito tempo usadas como alimento; a acelga é outra variedade de beterraba, cultivada pelas suas folhas comestíveis. Por mais ou menos 300 anos, as beterrabas foram também usadas com fonte de açúcar que tem competido com a cana-de-açúcar, que deve ser cultivada nos trópicos e importada pelos países do mundo desenvolvido. Em 1984, a produção dos Estados Unidos de açúcar bruto obtido de beterraba atingiu mais de 2,5 milhões de toneladas métricas, ou cerca de um terço do total de açúcar consumido no país.*

31.17
O trigo do pão, Triticum aestivum, *cultivado com técnicas modernas. Domesticado primeiramente no Oriente Médio, o trigo tornou-se a planta mais amplamente cultivada nos dias atuais, em todo o mundo. Juntamente com a cevada, que é agora largamente usada como alimento animal e fonte de malte para a produção de cerveja, o trigo foi provavelmente uma das duas primeiras plantas a ser cultivada. Devido às propriedades de algumas de suas proteínas, o trigo é usado mais extensivamente que qualquer outro cereal para a fabricação do pão. As proteínas do trigo formam uma substância pegajosa, chamada glúten, que facilita o manuseio da massa e contribui para a consistência do pão.*

cessário para o trigo. Estender as áreas de produção desses grãos fundamentais e encontrar espécies de culturas adicionais são tarefas de grande importância para a espécie humana, como veremos.

O Crescimento da População Humana

Os 5 milhões de seres humanos (aproximadamente) que viviam há 11.000 anos já eram o mamífero terrestre mais amplamente distribuído no mundo. Contudo, com o subseqüente desenvolvimento da agricultura, esse número tem aumentado em ritmo acelerado.

Uma característica notável de grupos humanos que têm o seu sustento na caça é que eles limitam rigorosamente o seu próprio número. Ao caminhar, uma mulher não pode carregar mais do que uma criança juntamente com seus pertences domésticos, não importa quão reduzida seja sua bagagem. Quando os meios de controle da natalidade — freqüentemente a simples abstinência do sexo — não são eficientes, a mulher pode recorrer ao aborto ou, mais comumente, ao infanticídio. Além disso, há uma alta taxa de mortalidade nessas populações, em particular entre os muito jovens, os idosos, os doentes, os inválidos e as parturientes. Como resultado desses fatores, as populações que dependem da caça tendem a permanecer pequenas. Complementarmente, não há muito incentivo para a especialização do conhecimento ou habilidades; as capacitações básicas da qual a sobrevivência individual depende são as de maior importância.

Uma vez que a maioria dos grupos humanos se tornou sedentária, não mais havia a mesma necessidade urgente de limitar o número de nascimentos; as crianças devem ter-se tornado um componente mais ativo para as suas famílias do que anteriormente, colaborando nas atividades agrícolas e em outros afazeres. As pessoas podiam viver mais densamente em grupos do que anteriormente. Para as economias baseadas na caça e na coleta de alimentos, são necessários 5 quilômetros quadrados, em média, para o fornecimento de alimento suficiente para uma família. Nas economias baseadas na agricultura, apenas uma fração daquela área se faz necessária. Nas pequenas e grandes cidades que a produtividade agrícola tornou possível, o conhecimento humano tornou-se crescentemente especializado. Uma vez que os esforços de umas poucas pessoas podia produzir alimento suficiente para todos, os padrões de vida tornaram-se cada vez mais diversificados. Apareceram mercadores, artesãos, banqueiros, professores, poetas — toda a rica mistura da qual a comunidade moderna é composta. O desenvolvimento da agricultura ajustou a sociedade humana em seu curso moderno.

Como conseqüência do desenvolvimento da agricultura, os números de seres humanos cresceram até 130 milhões, aproximadamente, distribuídos por todo o mundo, no início da era cristã. Durante um período de mais ou menos 8.000 anos, a população humana tinha aumentado 25 vezes, aproximadamente. Em torno de 1650, a população mundial tinha atingido 500 milhões, com muita gente vivendo em centros urbanos (Fig. 31.18). O de-

31.18
Londres foi uma das prósperas cidades da Europa no século 17, com uma influência que chegava às mais distantes partes do mundo, à medida que a população global aumentava, até atingir o nível de 1 bilhão de pessoas em 1850.

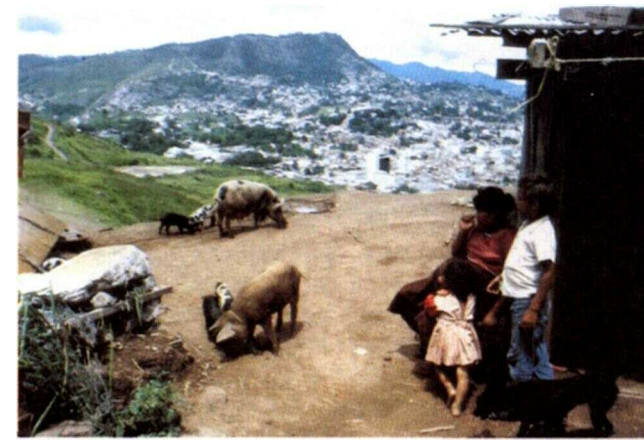
senvolvimento da ciência e da tecnologia havia começado, como também o processo de industrialização, fazendo emergir profundas mudanças adicionais nas vidas dos seres humanos e nas suas relações com o mundo natural. A taxa de natalidade humana permaneceu essencialmente a mesma em todo o mundo, do século 17 em diante, mas a taxa de mortalidade declinou dramaticamente em bases regionais, resultando daí que a população no geral tem crescido a um ritmo sem precedentes. No século 20, a própria taxa de natalidade caiu nos países desenvolvidos.

Em 1992, havia cerca de 5,4 bilhões de seres humanos no nosso planeta; em 1950, a população era de 2,5 bilhões. A população global dobrou em menos de 35 anos. Em 1992, cerca 23% das pessoas viviam no mundo desenvolvido (Estados Unidos, Canadá, Europa, Rússia, Austrália e Nova Zelândia), mais ou menos 21% na China, e o restante no mundo menos desenvolvido, essencialmente países que são tropicais ou subtropicais, pelo menos em parte.

Para o planeta como um todo, a população está crescendo aproximadamente 1,8% ao ano. Isso significa que mais ou menos 180 pessoas são introduzidas na população mundial a cada minuto — mais de 260.000 por dia, ou 96 milhões a cada ano. Uma alta proporção — geralmente cerca de 38 a 44% — de seres humanos que vivem nos países menos desenvolvidos têm menos de 15 anos de idade; a porcentagem correspondente aos países desenvolvidos é de cerca de 20 a 24%. Esses indivíduos jovens ainda não atingiram a idade na qual eles normalmente geram crianças. Conseqüentemente, o crescimento populacional nos países em desenvolvimento não pode a curto prazo ser colocado sob controle, muito embora a política governamental e a escolha individual favoreçam essa tendência. Prevê-se que haverá aproximadamente 6,3 bilhões de pessoas na Terra no ano 2000, com um bilhão de pessoas — coincidindo com a população de todo o mundo 300 anos antes, no início da Revolução Industrial — sendo adicionadas apenas na década de 90. Mais de 95% desse crescimento ocorrerá nos países em desenvolvimento.

Se esforços em escala global para promover o planejamento familiar continuarem a ser seriamente perseguidos, a população mundial poderá se estabilizar em mais ou menos um século nos níveis de 10 a 14 bilhões de pessoas. No contexto dos próximos 100 anos, as próximas poucas décadas se revelarão provavelmente um dos mais difíceis períodos jamais enfrentados pela raça humana (Fig. 31.19). Em 1990, o Banco Mundial estimou que 1,1 bilhão de pessoas — uma em cada cinco de nós — estavam vivendo em absoluta miséria. Essas pessoas eram incapazes de obter alimento, abrigo ou roupas regularmente. Mais ou menos 500 milhões de pessoas — cerca de uma em 10 — estavam recebendo menos de 80% da ingestão diária de calorias alimentícias recomendada pelas Nações Unidas; suas mentes e corpos estão literalmente definhando.

Estima-se que o homem está atualmente consumindo cerca de 40% da produtividade fotossintética líquida terrestre total, e que a produtividade tem decrescido muito pelas queimadas e aberturas de clareiras no passado. Embora tenhamos conseguido um aumento de 2,6 vezes na produção mundial de grãos desde 1950, tal incremento foi obtido à custa de não menos que 20% das camadas superficiais das terras cultivadas do mundo — perdidas ao ritmo de 24 toneladas métricas



31.19
Essas pessoas pobres, que vivem nos subúrbios de Tegucigalpa, Honduras, representam a condição da maioria da população mundial. As suas perspectivas para o futuro dependem diretamente da limitação do crescimento populacional, da incorporação dos pobres na economia global e da descoberta de métodos novos e melhores para a produtividade agrícola nos trópicos e subtrópicos.

por ano. Como vimos no Cap. 30, carecemos de tecnologia agrícola para converter a maior parte das terras nos trópicos em produtividade sustentável. A maior parte das terras no mundo, que podem ser cultivadas usando as técnicas disponíveis, já estão sob cultivo. Apesar disso, a grande maioria da população mundial, que vive nos trópicos e tem um rápido crescimento, deve ser alimentada de algum modo. A tarefa não pode ser feita exportando-se os excedentes das terras mais produtivas do mundo desenvolvido. Em 1983, por exemplo, apenas 8% do alimento consumido no mundo em desenvolvimento proveio do mundo desenvolvido; no entanto, aquele alimento constitui mais da metade do total de alimento que foi exportado dos países desenvolvidos naquele ano. Esse padrão tem permanecido até o presente. A solução para o problema de alimentar a população mundial deve ser encontrada nas regiões onde a maioria da população vive — nos trópicos e subtrópicos.

A Food and Agriculture Organization (FAO) das Nações Unidas estimou que um aumento na produção de alimentos em 60% seria necessária no ano 2000 para alimentar adequadamente a população mundial. Realisticamente, parece haver poucas esperanças para atingir-se essa meta, embora devamos tentar aproximarmo-nos dela o mais possível. Em algumas áreas tropicais, tais como na África ao sul do Sahara, a produção de alimento *per capita* está na verdade em declínio. Recentemente, até mesmo a produção de alimento *total* tem-se reduzido nessa vasta área, cuja população está bem acima dos 500 milhões e em rápido crescimento. Para os cidadãos dos EUA, que gastam em média menos do que um quinto de seus rendimentos pessoais em alimentação, o aumento no custo do alimento já causa sérias preocupações. Para as pessoas das nações em desenvolvimento, que chegam a gastar 80 a 90% de suas rendas em alimentos, isso pode ser uma sentença de morte. De fato, em países como Bangladesh e Haiti, e em regiões como o leste da África, os seres humanos estão morrendo em números crescentes, devido à falta de alimento. Como essa situação pode ser melhorada?

A Agricultura no Futuro

A SITUAÇÃO PRESENTE

O primeiro avanço significativo que levou a um incremento massivo na produtividade agrícola foi o desenvolvimento da irrigação (Fig. 31.20). A necessidade de fornecer água às culturas tem sido sempre tão evidente que a irrigação foi praticada no Oriente Médio em épocas tão remotas como há 7.000 anos, e ela foi desenvolvida independentemente no México há pelo menos 3.000 anos. Durante os dois últimos séculos, maquinaria progressivamente eficiente e especializada vem sendo desenvolvida para a agricultura, e grandes aumentos de produtividade têm sido conseguidos. Os adubos têm sido amplamente usados, com sua produção dependendo fortemente do uso de combustíveis fósseis. Um dos grandes problemas em escala mundial é como utilizar os ganhos na produtividade, conseguidos com uma crescente mecanização, irrigação e adubação, sem o desemprego simultâneo de milhões de trabalhadores. Em todo o mundo em desenvolvimento, bem mais de 3/4 das pessoas estão diretamente engajados na produção de alimento, em contraste com os menos de 3% nos Estados Unidos no final do século 20.

A pesquisa já tem feito muito para melhorar a agricultura. Nos Estados Unidos, o sistema colegiado de fomento à agricultura e as estações estatais associadas de experimento agrícola têm feito contribuições fundamentais nessa área. No entanto, muitos problemas permanecem. O custo energético para a produção agrícola nos Estados Unidos e outros países desenvolvidos é muito alto. A agricultura moderna depende também de um sistema de distribuição elaborado, muito dispendioso em termos de energia e que pode ser facilmente arruinado. Uma proporção significativa de cada cultura, a quantidade exata sendo dependente da região e do ano, é perdida para os insetos e outras pragas. Em muitas regiões, uma outra proporção significativa é perdida após a colheita, ou por apodrecimento, ou para insetos, ratos, camundongos e outras pragas. A água é progressivamente cara em muitas áreas, e a qualidade dos suprimentos hídricos é freqüentemente degradada pelo percurso em campos nos quais fertilizantes e pesticidas foram aplicados. A erosão do solo é um problema em todas as partes e piora com a intensidade da atividade agrícola (Fig. 31.21). Muitos esforços estão a caminho para se conseguir melhorias na produtividade agrícola, na proteção das culturas contra as pragas e na eficiência do uso da água nas lavouras. Cada um desses itens será discutido neste capítulo.

MELHORANDO A QUALIDADE DAS CULTURAS

A abordagem mais promissora para minorar o problema do alimento no mundo parece residir num ulterior desenvolvimento das culturas presentes, que crescem em terras que já estão em cultivo. A maior parte dos terrenos adequados para a agricultura já está sendo aproveitada, e o aumento de suprimentos de água, fertilizantes e outros implementos para as culturas não é economicamente viável em muitas partes do mundo. Desse modo, a melhoria das culturas existentes é de excepcional importância. Tal desenvolvimento envolve não apenas a melhoria dos rendimentos dessas culturas, mas também a melhoria da quantidade de proteínas e outros nutrientes que elas contenham. A *qualidade* da proteína nos alimentos vegetais é também da maior importância para a nutrição humana: os animais, inclusive o homem, deve obter do seu alimento a proporção correta de todos os ácidos aminados essenciais — aqueles que eles próprios não conseguem produzir. Oito dos 20 ácidos aminados necessários ao

31.20
Este campo de algodão irrigado no Texas é representativo da agricultura moderna e intensiva. No entanto, a irrigação pode impor sérios problemas ambientais a longo prazo, especialmente se ela for associada com o uso intensivo de pesticidas e herbicidas. Em todo o mundo, usam-se mais pesticidas no algodão que em qualquer outra cultura.

31.21
O uso do sistema de cultivo sem arar, que combina práticas agrícolas antigas e modernas, tem-se ampliado rapidamente. Em torno do ano 2000, 65% das áreas cultivadas nos Estados Unidos estarão adotando condições de não-aradura. A erosão do solo é virtualmente eliminada nesse sistema, como se vê com o milho, plantado sem aradura numa cobertura morta de trevo (à direita). Compare com a erosão evidente no milho plantado convencionalmente (à esquerda). Esta foto foi tirada logo após uma tempestade primaveril. Quando os métodos da não-aradura são usados, a aplicação de energia na produção de milho e soja é reduzida em 7 e 18%, respectivamente, mas o rendimento das culturas é tão alto ou mais elevado quanto aquele obtido convencionalmente com a aradura em fileiras ou em discos.

homem devem ser obtidos do alimento; os outros 12 podem ser produzidos pelo organismo humano. As plantas que foram selecionadas para uma melhoria no conteúdo protéico, contudo, inevitavelmente têm maiores demandas de nitrogênio e outros nutrientes que seus antecessores menos modificados. Por essa razão, as culturas melhoradas não podem sempre ser cultivadas nas terras marginais, onde elas seriam especialmente úteis.

A qualidade das culturas pode também ser melhorada em muitos aspectos, além da produtividade, composição e quantidades protéicas. As variedades de plantas recentemente desenvolvidas podem ser mais resistentes a doenças, como nos casos em que elas contêm metabólitos secundários que seus herbívoros consideram impalatáveis; mais interessantes na aparência, forma ou cor (como as maçãs vermelhas mais brilhantes); mais adaptáveis ao armazenamento e transporte (como os tomates que se empilham melhor nas caixas); ou melhoradas em outros atributos que são importantes para a cultura em questão.

Durante décadas, o melhorista vegetal, esquadrinhando pacientemente a diversidade genética disponível e produzindo híbridos mais promissores, produziu milhares de linhagens melhoradas de nossas principais culturas (Fig. 31.22). Tipicamente, milhares de híbridos são produzidos e avaliados, a fim de encontrar uns poucos que representam melhorias genuínas, em relação àquelas que já estão sendo amplamente cultivadas. Por exemplo, a produção de milho por hectare nos Estados Unidos foi aumentada oito vezes entre as décadas de 30 e 80, muito embora bem pouco da diversidade genética dessa notável planta tenha sido utilizada no processo.

O Milho Híbrido

O aumento na produção do milho foi possível em grande parte devido à introdução da semente do milho híbrido. Linhagens autogâmicas de milho (originalmente elas mesmas de origem híbrida) são usadas como parentais. Quando elas são cruzadas, o resultado é uma semente que produz plantas híbridas muito vigorosas. As linhagens a serem cruzadas são plantadas em fileiras alternadas, com os pendões (inflorescências estaminadas) sendo removidos manualmente de uma fileira de tal modo que as sementes dessas plantas serão de origem híbrida. Através de uma seleção cuidadosa das melhores linhagens autogâmicas, podem-se produzir linhagens vigorosas de milho híbrido que são adequadas para o cultivo em qualquer localidade. Devido às características uniformes das plantas híbridas, elas são mais fáceis de serem colhidas e propiciam uniformemente rendimentos muito maiores do que os indivíduos não-híbridos. Menos de 1% do milho cultivado nos Estados Unidos em 1935 era milho híbrido, mas agora virtualmente todo ele o é. Atualmente, muito menos esforço é necessário para produzir colheitas muito maiores por hectare.

31.22
Norman Borlaug, a quem foi concedido o Prêmio Nobel da Paz em 1970. Borlaug foi o líder de um projeto de pesquisa patrocinado pela Fundação Rockefeller. No projeto, desenvolveram-se novas linhagens de trigo no Centro Internacional para o Melhoramento do Milho e do Trigo (CIMMYT) no México. Cultivadas amplamente, essas linhagens mudaram a condição do México de um importador de trigo, quando o programa se iniciou em 1944, para o de um exportador em 1964.

Progressos nos Centros Internacionais de Melhoramento Vegetal

Esforços extensivos vêm sendo feitos nas últimas décadas, a fim de aumentar os rendimentos de trigo e outros grãos, em particular nas regiões quentes. Tais esforços levaram a dramáticas melhorias nos rendimentos das culturas, em grande parte nos centros internacionais de melhoramento de culturas, localizados em áreas subtropicais. Quando as linhagens melhoradas de trigo, milho e arroz produzidas nesses centros foram cultivadas em países como o México, Índia e Paquistão, elas tornaram possível o padrão de produtividade agrícola melhorada que tem sido denominada de Revolução Verde. As técnicas de melhoramento, adubação e irrigação que foram desenvolvidas como parte da Revolução Verde têm sido aplicadas em muitos países do mundo em desenvolvimento.

Toda cultura de grãos requer excelentes condições para fornecer altas produtividades, de tal modo que tanto a adubação quanto a mecanização e a irrigação têm sido componentes necessários do sucesso da Revolução Verde. Relativamente, apenas os proprietários de terras mais ricos têm sido capazes de cultivar as novas linhagens, e em muitas áreas o efeito líquido tem sido o de acelerar a consolidação das fazendas, pelos mais abastados proprietários, em umas poucas grandes corporações. Tal consolidação não tem, necessariamente, oferecido nem empregos nem alimentos para a maioria das populações locais.

Triticale

Os métodos tradicionais do melhorista vegetal pode às vezes levar a resultados surpreendentes. Por exemplo, híbridos de milho (*Triticum*) com centeio (*Secale*), que são chamados **triticale** (o nome científico é *Triticosecale*), têm-se tornado uma cultura de crescente importância em várias áreas e detém muita promessa para o futuro (Fig. 31.23). Híbridos de triticale surgiram em seqüência a uma duplicação espontânea do número cromossômico num híbrido estéril entre trigo e centeio e foram depois produzidos artificialmente. Em meados da década de 50, J.G. O'Mara, da Universidade Estadual de Iowa, produziu tais híbridos usando o composto colchicina, que interrompe a formação da placa celular e permite assim a duplicação do número de cromossomos da célula tratada.

31.23
Triticale (Triticosecale), *um híbrido poliplóide moderno entre o trigo e o centeio, que combina a alta qualidade de rendimento do trigo com a rusticidade do centeio.*

31.24
Uma ferrugem foliar do milho (southern leaf blight), *doença causada pelo fungo* Helminthosporium maydis.

Infelizmente, o triticale é apenas parcialmente fértil, e o seu endosperma freqüentemente se desenvolve mal. Ele combina o alto rendimento e qualidade do trigo com a resistência do centeio ao frio e a doenças, mas as melhores combinações dessas características ainda estão sendo procuradas pelos melhoristas. As linhagens melhoradas de triticale estão ganhando popularidade na década de 90 e estão sob cultivo em mais de 1 milhão de hectares, em mais de 30 países em todo o mundo. A maior parte do triticale é usada como alimento animal, mas está sendo consumido em quantidades crescentes também pelo homem.

Preservando e Usando a Diversidade Genética das Culturas

Programas intensivos de melhoramento e seleção têm levado a um estreitamento da variabilidade genética das plantas cultivadas. Muita seleção artificial tem se preocupado, por razões óbvias, com o rendimento; com isso, às vezes a resistência às doenças foi perdida nos membros altamente uniformes de uma progênie que tem sido fortemente selecionada para rendimentos crescentes. De um modo geral, as culturas ficaram cada vez mais uniformes, à medida que determinados caracteres foram mais enfatizados que outros, e essas plantas tornaram-se mais vulneráveis aos ataques por doenças e pragas. Em 1970, por exemplo, o fungo que causa a ferrugem da folha do milho, *Helminthosporium maydis*, destruiu aproximadamente 15% da cultura do milho nos Estados Unidos — uma perda de cerca de 1 bilhão de dólares (Fig. 31.24). Tais perdas estavam aparentemente relacionadas ao aparecimento de uma nova raça de fungo altamente destrutiva a algumas das principais linhagens de milho que estavam sendo extensivamente usadas na produção de sementes de milho híbrido. Os fatores genéticos extranucleares em muitas das importantes linhagens comerciais de milho eram idênticos, tendo sido introduzidos através de métodos usados para produzir milho híbrido quando parentais pistilados eram empregados repetidamente.

A fim de prevenir tais perdas, é necessário localizar e preservar as distintas linhagens de nossas culturas importantes, porque tais linhagens — muito embora as suas características gerais possam não ser economicamente atrativas — podem conter genes úteis para continuar a luta contra as pragas e doenças (Fig. 31.25). Desde os primórdios da agricultura, colossais reservas de variabilidade foram acumuladas em todas as culturas vegetais pelos processos de mutação, hibridação, seleção artificial e adaptação a uma ampla variedade de condições. Para culturas como o trigo, batata e milho, há literalmente milhares de linhagens conhecidas. Além disso, há ainda mais variabilidade genética nas espécies silvestres relacionadas às plantas cultivadas, freqüentemente, porém, em áreas onde ela está sendo perdida para a civilização em expansão. O problema situa-se em encontrar, preservar e usar a variabilidade genética de plantas cultivadas e de grupos silvestres relacionados, antes que esses sejam perdidos.

Como exemplo das possibilidades da diversidade genética e o seu papel na história de uma única cultura, vamos considerar o caso da batata. Há mais de 60 espécies de batatas, muitas delas jamais cultivadas, além de milhares de linhagens conhecidas que são cultivadas (Fig. 31.9). Apesar disso, a maioria de nossas batatas cultivadas descendem de umas poucas linhagens que foram trazidas da Europa no final do século 16. Essa uniformidade genética levou diretamente à crise de fome de 1846 e 1847 na Irlanda, onde a cultura de batata foi praticamente eliminada por uma ferrugem causada pelo fungo *Phytophthora infestans* (ver Cap. 13). Em três anos, a população da Irlanda caiu de 8,5 milhões para 6,5 milhões, com, aproximadamente, uma em cada 10 pessoas morrendo de fome ou de doenças associadas com a desnutrição; além disso, uma em cada cinco pessoas emigraram. O melhoramento posterior de linhagens de batatas resistentes à ferrugem restabeleceu a condição da planta como cultura na Irlanda e outras regiões. Olhando para o futuro, o potencial de desenvolver ainda mais a batata como cultura, através do uso de linhagens cultivadas e silvestres, é enorme.

(a)

(b)

31.25
(a) *Banco de sementes do Departamento de Agricultura dos Estados Unidos em Fort Collins, Colorado, mostrando sementes que estão sendo selecionadas e embaladas para estocagem prolongada. Os germoplasmas de aproximadamente 200.000 linhagens são armazenados nesse local.* (b) *A fazenda para produção de sementes de batata em Three Lakes, Wisconsin, que é o repositório nacional para as linhagens de batata.*

Exemplos notáveis do potencial de se obter novo material genético de plantas silvestres foram conseguidos por melhoristas de tomate. A coleção de linhagens de tomates, em sua maior parte reunida nos últimos anos por Charles Rick e colaboradores na Universidade da Califórnia em Davis, conduziu ao efetivo controle de muitas das doenças dos tomates, tais como as ferrugens causadas pelos deuteromicetos *Fusarium* e *Verticillium* e por várias doenças virais. O valor nutritivo dos tomates foi bastante ampliado, bem como a sua capacidade de tolerar o sal e outras condições desfavoráveis, através de coletas e análises sistemáticas, e do uso de linhagens silvestres em programas de melhoramento.

A Quem Pertence a Diversidade Genética?

Uma séria questão tem sido levantada a respeito da propriedade dos recursos genéticos das culturas alimentícias mundiais; quase todas localizadas em países em desenvolvimento. Algumas das nações do mundo em desenvolvimento estão preocupadas em que os seus genes vegetais sejam levados livremente para os países industrializados, incorporados nas culturas alimentícias através de programas de melhoramento e então vendidos de volta a eles com um lucro. Por outro lado, virtualmente todo o mundo acredita que o acesso à diversidade genética de plantas deveria ser possível a um baixo custo. Num encontro da Food and Drug Administration (FAO) das Nações Unidas, ocorrido em Roma em 1983, um comitê intergovernamental foi instalado para rever a conservação e uso dos recursos genéticos. Foi decidido nesse encontro da FAO que se deveria permitir aos países o direito de reter, do mercado livre internacional, as linhagens valiosas de culturas, a fim de se beneficiarem diretamente do seu uso e obter lucro da sua venda aos outros países.

NOVAS CULTURAS

Além das espécies vegetais já amplamente cultivadas, há muitas plantas selvagens e plantas que são cultivadas apenas localmente que poderiam, se introduzidas num cultivo mais generalizado, trazer importantes contribuições à economia mundial. Por exemplo, como mencionado anteriormente, ainda obtemos mais de 80% de nossas calorias de apenas seis espécies de angiospermas, que compreendem um total de aproximadamente 235.000 espécies. Apenas cerca de 3.000 espécies de angiospermas foram alguma vez cultivadas para alimentação; a grande maioria delas ou não são mais usadas ou o são apenas muito localmente. Apenas cerca de 150 espécies vegetais foram alguma vez cultivadas amplamente.

Muitas outras plantas, no entanto — especialmente aquelas que foram usadas antes mas acabaram sendo abandonadas ou consideradas como de menor importância — podem revelar-se muito úteis. Algumas dessas espécies encontram-se ainda em cultivo em distintas partes do mundo (Fig. 31.26). Embora estejamos acostumados a pensar nas plantas primariamente como importantes fontes de alimento, elas também produzem óleos, fármacos, pesticidas, perfumes e muitos outros produtos que são importantes para nossa moderna sociedade industrial. Fomos direcionados a considerar a produção de tais substâncias a partir de plantas como um método um tanto arcaico, que foi agora completamente superado pela síntese química em laboratórios industriais. A sua produção por plantas, contudo, não requer outra forma de energia que a do sol: ela existe naturalmente. Na medida em que nossas fontes não renováveis de energia se aproximam da exaustão e os preços se elevam, tem-se tornado cada vez mais importante encontrar meios de produzir moléculas químicas complexas menos dispendiosamente. Além disso, a vasta maioria das plantas nunca foi examinada ou testada para determinar sua utilidade.

Uns poucos exemplos de culturas que foram recentemente desenvolvidas demonstrarão o grande potencial que existe na natureza. A jojoba, *Simmondsia chinensis*, apesar de seu nome latino, é um arbusto nativo dos desertos do nordeste do México e regiões adjacentes dos Estados Unidos (Fig. 31.27). As grandes sementes de jojoba contêm cerca de 50% de cera líquida, um material que tem um enorme potencial industrial. Uma cera desse tipo é indispensável como lubrificante nos casos em que tem-

31.26
O feijão alado, Psophocarpus tetragonolobus, *uma leguminosa, é uma cultura tradicional na Nova Guiné, Filipinas, Indonésia, Tailândia, Burma, Malásia e áreas adjacentes, usado primariamente como verdura ou legume. Recentemente introduzido em muitas outras áreas em toda a faixa tropical, o feijão alado mostra alta potencialidade como cultura, devido ao alto teor protéico de suas sementes, que rivaliza com o da soja. Todas as partes da planta — vagens, sementes, folhas e os órgãos subterrâneos carnosos — são comestíveis.*

peraturas elevadas se desenvolvem, como nas engrenagens de maquinaria pesada e nas transmissões dos automóveis. É difícil produzir cera líquida sintética em escala comercial, e esperma da baleia, em risco de extinção, é a única fonte alternativa natural. A cera de jojoba é também usada em cosméticos e como aditivo de alimentos; outras aplicações ainda estão sendo descobertas para esse material singular. A planta medra em desertos quentes que não são adequados para o cultivo da maioria das outras plantas, sendo algumas de suas variedades altamente tolerantes ao sal. A jojoba está sendo cultivada em áreas áridas em todo o mundo, trazendo uma importante contribuição ao desenvolvimento econômico dessas áreas, especialmente ao prover empregos para as populações locais no cultivo da planta.

A jojoba pode ajudar também a interromper a expansão dos desertos, uma vez que ela é capaz de crescer sobre solo arenoso, em locais onde a precipitação de chuvas é de apenas 7,5 centímetros por ano. Em algumas áreas, a plantação de jojoba poderia trazer uma contribuição para estabilizar o solo. Tais considerações são de primordial importância em vista do fato de que o Saara, por exemplo, está se expandindo a uma velocidade de 5 quilômetros por ano, limitando assim o potencial de produção de alimentos das áreas que ainda não são desertos. Atualmente, a Arábia Saudita, o Kuwait, o Egito, o Marrocos, o Equador e a Nigéria estão testando a jojoba com esse propósito.

Outra interessante cultura recente é o guaiule, *Parthenium argentatum* (Fig. 31.28). O guaiule é um representante da família da margarida e do girassol (Asteraceae) e é muito relacionado à ambrosia americana (*Ambrosia* spp.). É um pequeno arbusto nativo do norte do México e sudoeste dos Estados Unidos. Uma proporção de até 20% do corpo da planta viva pode corresponder à borracha.

A borracha sintética substituiu a borracha natural em muitas aplicações e agora constitui aproximadamente 2/3 do fornecimento mundial. Ela é produzida a partir do petróleo e é portanto não-renovável, como a borracha produzida por plantas. Quase toda a borracha natural é agora obtida de seringueiras, árvores do gênero *Hevea*, da família da mamona (Euphorbiaceae). Embora sejam nativas da Bacia Amazônica da América do Sul, as seringueiras são cultivadas muito satisfatoriamente na Ásia tropical. O guaiule propicia a alternativa promissora de ser cultivado no deserto e de ter o potencial de aumentar grandemente o suprimento mundial de borracha. Plantas silvestres de

31.27
A jojoba, Simmondsia chinensis, *uma importante cultura que está sendo plantada cada vez mais, em áreas áridas de todo o mundo, como uma fonte de ceras com características lubrificantes especiais e outras propriedades úteis.*

31.28
Guaiule, Parthenium argentatum, *um arbusto do deserto que produz borracha natural. De início, era coletado em populações naturais, mas agora o guaiule está sendo amplamente cultivado.*

guaiule têm sido usadas como fonte de borracha por quase um século; campos cultivados nos Estados Unidos produziram mais de 1,3 milhão de quilogramas de borracha durante a Segunda Guerra Mundial, quando o fornecimento de borracha foi cortado pelos japoneses. Embora o guaiule tenha recebido relativamente pouca atenção durante as quatro décadas que se seguiram ao final da guerra, ele está sob ativa investigação novamente.

Uma terceira cultura que poderia muito bem ser usada amplamente são várias espécies de caruru (*Amaranthus*), que foram cultivadas como alimento por vários milhares de anos na América Latina, mas quase sempre em escala relativamente pequena. Os carurus recentemente emergiram como um excelente exemplo de uma nova cultura em potencial. Em épocas pré-colombianas, as sementes dessas plantas eram um dos alimentos básicos do Novo Mundo — quase tão importante como o milho e o feijão. Mais ou menos 20.000 toneladas métricas de sementes eram enviadas anualmente para Tenochtitlán (atualmente, Cidade do México) em tributo ao soberano dos Astecas. Os conquistadores espanhóis proibiram o povo mexicano de usar o caruru devido a sua associação com os rituais pagãos e sacrifícios humanos; ele sobreviveu como cultura apenas em áreas muito pequenas e locais. O teor protéico das sementes desses carurus é tão alto quanto o dos cereais; além disso, as proteínas contêm grande quantidade do ácido aminado lisina, tornando-as nutricionalmente complementares aos cereais. (Muitos cereais são pobres em lisina, que é um nutriente essencial para o homem.) As folhas de algumas espécies de caruru podem também ser usadas como verduras nutritivas. Em face de todas essas virtudes, não é surpreendente que o cultivo dos carurus esteja se disseminando por todo o mundo.

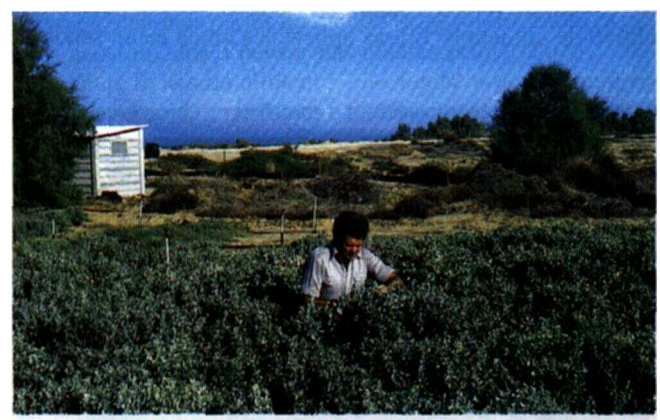
Uma importante área de pesquisa na procura de novas e valiosas culturas enfoca as espécies tolerantes ao sal. A agricultura intensiva esta, em escala crescente, sendo praticada em áreas áridas e semi-áridas do mundo, principalmente em resposta às demandas de uma população humana em crescimento permanente. Tais práticas impuseram enormes demandas de fornecimento de água, a qual vai se tornando salobra à medida que vai sendo usada, reusada e poluída com fertilizantes de áreas cultivadas vizinhas. Além disso, há muitas partes do mundo, especialmente próximas às praias, onde o solo e os suprimentos hídricos são naturalmente salinos. Tais áreas são improdutivas quando cultivadas segundo os métodos agrícolas tradicionais, mas podem vir a ser usadas se as espécies corretas de plantas vierem a ser encontradas (Fig. 31.29).

Encontrar as plantas adequadas para as áreas salinas envolve não apenas procurar espécies agrícolas inteiramente novas, mas também introduzir por melhoramento a tolerância ao sal nas culturas tradicionais (ver Cap. 27). Nos tomates, por exemplo, uma espécie selvagem que cresce nas encostas marinhas das Ilhas Galápagos e é portanto muito resistente ao sal, *Lycopersicon cheesmanii*, foi usada como fonte de tolerância ao sal em híbridos novos do tomate comumente cultivado, *Lycopersicon esculentum*. A seleção desses híbridos foi conduzida num meio com metade da salinidade da água do mar. Os pesquisadores conseguiram selecionar indivíduos híbridos que completam o seu desenvolvimento em água com aquela salinidade. Linhagens de cevada tolerantes ao sal foram desenvolvidas usando métodos semelhantes.

Fármacos Obtidos de Plantas

Além de seus outros usos, as plantas são importantes fontes de fármacos. De fato, cerca de um quarto das receitas médicas emitidas nos Estados Unidos contêm pelo menos um pro-

(a)



(b)

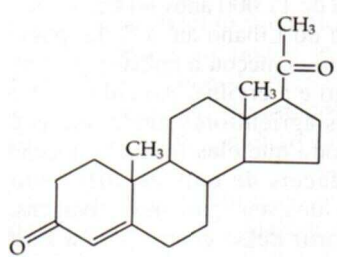
31.29
O desenvolvimento de novas culturas, ou novas linhagens de plantas ora em cultivo, que podem ter sucesso em solos com salinidade relativamente alta é importante em muitas áreas do mundo, particularmente aquelas que são áridas ou semi-áridas. (a) *Berinjela* (Solanum melongena) *cultivada no Vale Arava, Israel, usando um sistema de irrigação em que a água, com muito sal (1.800 partes por milhão), chega diretamente às raízes através de tubos, e dessa forma é desperdiçada ao mínimo. Há 15 anos, esse grau de salinidade era considerado incompatível com a produção de culturas comerciais.* (b) *Num local experimental da costa do Mediterrâneo em Israel, um arbusto forrageiro altamente nutritivo,* Atriplex nummularia, *é cultivado com 100% de água do mar. Os rendimentos são semelhantes aos conseguidos com alfafa, mas as folhas e os caules de* Atriplex *são muito salinos, e dessa forma não tão valiosos como forragem quanto a alfafa. A pesquisa, liderada por D. Pasternak e seus colaboradores na Universidade Ben Gurion de Negev, visa superar os problemas da irrigação com água do mar, esperando-se que um dia tal tipo de irrigação possa viabilizar o cultivo de grandes áreas, que no momento são desertos costeiros.*

duto que foi obtido de uma planta. Durante milênios, o homem vem usando plantas com objetivos medicinais. A botânica, de fato, era tradicionalmente considerada um ramo da medicina; só nos últimos 150 anos, aproximadamente, é que têm existido profissionais botânicos distintos dos médicos. Não tem havido, no entanto, qualquer esforço abrangente para identificar e colocar em uso os produtos vegetais secundários do tipo discutido no Cap. 19.

Uma das razões pelas quais as plantas continuarão a ser importantes como fontes de fármacos, apesar da facilidade com que muitas substâncias podem ser sintetizadas em laboratório, é que as plantas produzem os fármacos de modo não dispendioso, sem o fornecimento adicional de energia. Além disso, a estrutura de algumas moléculas tais como os esteróides — que constituem a estrutura básica da cortisona e dos hormônios usados nas pílulas anticoncepcionais — é tão complexa que, embora as moléculas possam ser sintetizadas quimicamente, os medicamentos que viessem a contê-las seriam proibitivamente caros (Fig. 31.30). Por essa razão, as pílulas anticoncepcionais e a cortisona foram produzidas no passado principalmente a partir de substâncias extraídas de raízes de inhames silvestres (*Dioscorea*), obtidas principalmente no México. Quando essas fontes estavam virtualmente exauridas, outras plantas, como *Solanum aviculare*, um representante do mesmo gênero da batata, foram desenvolvidas para se tornarem culturas.

Além das considerações de custos, a maravilhosa variedade de substâncias que as plantas produzem é importante como fonte de novos produtos que parecem inesgotáveis (Fig. 31.31). Uma das maneiras através das quais os cientistas se inteiraram do potencial de novos fármacos é o estudo dos usos medicinais das plantas adotados por populações rurais ou indígenas (Fig. 31.32). Por exemplo, as propriedade contraceptivas dos inhames do México foram descobertas dessa maneira.

À medida que expandimos nossa pesquisa para as plantas úteis, devemos ter em mente a rápida perda de espécies que se relaciona com (1) a rápida expansão da população humana; (2) a



PROGESTERONA

31.30
O esteróide progesterona é o precursor dos hormônios sexuais humanos masculinos e femininos. Estruturalmente, é estreitamente relacionado ao colesterol, um outro abundante esteróide humano, e ao cortisol, que é comercializado como cortisona e usado para o tratamento de inflamações. Outros esteróides são encontrados em plantas e são abundantes nos inhames (Dioscorea), *de onde são extraídos e usados como matéria-prima para a síntese do agente ativo das pílulas anticoncepcionais. Os esteróides são extremamente ativos fisiologicamente nos vertebrados.*

31.31
A vinca, Catharanthus roseus, *a fonte natural dos fármacos vinblastina e vincristina. Estas substâncias, que foram desenvolvidas na década de 60, são altamente eficazes contra certos tipos de câncer. A vinblastina é usada tipicamente contra o mal de Hodgkin, uma forma de linfoma, e a vincristina é usada nos casos de leucemia aguda. Antes do desenvolvimento da vinblastina, uma pessoa com o mal de Hodgkin tinha uma possibilidade em cinco de sobrevivência; agora, as possibilidades aumentaram para nove em 10. A vinca encontra-se espalhada em todas as regiões quentes do mundo, mas é nativa apenas em Madagáscar, uma ilha onde apenas uma pequena proporção da vegetação natural permanece intocada.*

31.32
O Dr. Mark Plotkin, um cientista da Conservação Internacional, coletando espécimes de plantas medicinais para herbário, com a assistência de um pajé wayana, do sudeste do Suriname. Embora o estudo dos usos medicinais das plantas de florestas tenha levado à descoberta de fármacos importantes como o cloridrato da D-*tubocurarina (usado como relaxante muscular em cirurgias cardíacas) e a emetina (empregada no tratamento da amebíase disentérica), as possibilidades de se chegar a esses conhecimentos estão se perdendo rapidamente, à medida que as culturas tribais desaparecem e grupos inteiros de populações perdem os estilos de vida tradicionais. Conhecimentos valiosos que foram acumulados durante milhares de anos de tentativa e erro estão sendo esquecidos num curto período de tempo. Grande parte dessas informações tem sido transmitida oralmente, não existindo, portanto, registros escritos.*

pobreza, especialmente nos trópicos, onde ocorrem 2/3 das espécies vegetais; e (3) nosso conhecimento incompleto de como construir sistemas agrícolas produtivos nos trópicos. Com a completa destruição das florestas tropicais ainda não perturbadas, muitas espécies de plantas, animais e microrganismos serão extintos. Uma vez que o nosso conhecimento das plantas, especialmente as tropicais, é tão rudimentar, estamos diante da perspectiva de perder muitas delas antes mesmo de nos inteirarmos de sua existência e, obviamente, sem a mínima possibilidade de examiná-las para verificar se elas teriam utilidade para nós. O exame de plantas silvestres para o uso potencial do homem deve ser acelerado, e espécies promissoras devem ser preservadas em bancos de sementes, em culturas ou, preferencialmente, em reservas naturais.

ENGENHARIA GENÉTICA

Uma das mais importantes maneiras pelas quais as culturas serão melhoradas é através de métodos de engenharia genética. Os biólogos moleculares aprenderam a transferir genes de outras espécies nas células vegetais. Como vimos no Cap. 9, a hibridação natural, que promove a recombinação do material genético, desempenha um importante papel no contínuo processo de evolução das plantas. De modo análogo, o melhorista vegetal tem utilizado as técnicas de hibridação para recombinar material genético com o objetivo de desenvolver culturas de plantas com características melhoradas. O que é novo a respeito dos métodos da engenharia genética é que eles permitem que, individualmente, os genes sejam inseridos nos organismos de um modo, ao mesmo tempo, preciso e simples. Portanto, características de interesse podem ser enfatizadas diretamente, com uma necessidade muito menor dos retrocruzamentos e seleção das progênies que tinham sido praticadas no passado. A engenharia genética é discutida mais pormenorizadamente no Cap. 25.

O FUTURO: UMA ABORDAGEM INTEGRADA

O problema de como aliviar os sofrimentos, advindos da fome e extrema pobreza, de pelo menos um quinto da população mundial permanece sério. A Revolução Verde deve evidentemente avançar, mas, ao mesmo tempo, devemos reconhecer que as soluções mais amplas para esse problema são sociais, políticas e éticas. Elas envolvem não apenas o cultivo de alimento e a sua distribuição, mas também a criação de empregos, através dos quais os pobres possam ter acesso aos meios para comprar alimento. Elas envolvem não apenas o controle do crescimento populacional, mas também a elevação dos padrões de vida dos pobres a níveis toleráveis. Não importa quão magníficos possam ser os avanços da ciência agrícola, eles nunca serão adequados para eliminar a fome de um mundo no qual a população está crescendo rapidamente. Nos países com numerosas populações vivendo na pobreza, deve haver um sistema organizado que facilite a introdução de novas práticas agrícolas. Deve haver fontes de adubos, pesticidas, equipamento, crédito e água que sejam disponíveis a todos; os fazendeiros devem ser capazes de vender os seus produtos e, para tanto, de conseguir levá-los até o mercado. A engenharia genética, associada a um conhecimento mais avançado da fisiologia, certamente produzirá culturas novas e superiores, mas terão os fazendeiros pobres do Terceiro Mundo acesso a elas?

As plantas devem ser desenvolvidas mais amplamente também como fontes de produtos não-alimentícios, tais como medicamentos, outros produtos químicos e energia. As nossas principais culturas foram fundamentalmente colocadas em cultivo generalizado há milhares de anos e numerosas outras plantas poderiam ser muito úteis se as identificássemos e estudássemos os seus requisitos para cultivo, para aproveitar os seus produtos. No entanto, muitos observadores acreditam que, à medida que a vegetação vai sendo rapidamente destruída em todo o mundo, 15 a 20% do total das espécies vegetais podem tornar-se extintas durante os próximos 30 anos. Tal perda (que pode representar até 50.000 espécies de plantas) limitaria trágica e desnecessariamente nossas opções, e deve ser reduzida ao máximo. Certamente, a perspectiva de uma perda de tal magnitude faz com que a busca de plantas úteis e a sua conservação avultem como de primordial urgência.

Um conhecimento amplo da biologia vegetal tem-se tornado cada vez mais relevante para se conseguirem soluções para os mais cruciais problemas da sociedade. A estabilização da população humana deve vir em primeiro lugar, mas então a nossa atenção deve voltar-se para minorar a pobreza e a desnutrição, e também para encontrar meios através dos quais se possa prover alimento para os povos de todos os países. Todos os princípios do crescimento e desenvolvimento vegetal devem ser postos em prática para melhorar a atividade agrícola em todo o mundo, a fim de possibilitar ao nosso planeta abrigar números sem precedentes de pessoas com dignidade e relativa prosperidade. Para fazê-lo, a imaginação e a engenhosidade humanas serão desafiadas até o último limite, mas a empreitada é de imensa importância. Devemos fazer todos os esforços para consegui-lo.

Resumo

A raça humana desenvolveu-se na África. O gênero *Australopithecus* existiu lá há pelo menos 5 milhões de anos. O nosso gênero, *Homo*, aparentemente evoluiu a partir de *Australopithecus* há cerca de 2 milhões de anos, e a nossa espécie, *Homo sapiens*, existe há pelo menos 500.000 anos.

Há cerca de 11.000 anos no Crescente Fértil — uma área que se estende do Líbano até a Síria, passando pelo Iraque e Irã — o homem começou a cultivar plantas como a cevada, a lentilha, o trigo e a ervilha. Ao cultivar e cuidar dessas plantas, os antigos agricultores mudaram as características das plantas, de modo que elas foram se tornando cada vez mais nutrientes e fáceis de coletar, diferindo também em outros caracteres dos seus parentes selvagens. A agricultura espalhou-se a partir desse centro para a Europa, chegando até a Bretanha há mais ou menos 6.000 anos. Parece que ela estendeu-se também em direção sul através da África, embora a agricultura possa ter-se originado independentemente em um ou mais centros. Muitas plantas tornaram-se culturas primeiramente na África, inclusive o inhame, o quiabo, o café e o algodão, que foi também domesticado independentemente no Novo Mundo e talvez na Ásia. Neste continente, desenvolveu-se uma agricultura baseada em alimentos básicos, como o arroz e a soja — e, bem ao sul, os cítricos, a manga, a taioba, a banana e outras culturas.

Os animais domésticos, iniciando-se com o cão, foram um item importante na agricultura do Velho Mundo já desde os pri-

meiros tempos. Rebanhos de ovelhas, cabras, bois, cavalos e porcos foram ecologicamente destrutivos para muitas áreas semiáridas do Velho Mundo, especialmente quando os animais cresciam em número, mas eles também foram importantes fontes de alimento. Outros animais, como o búfalo dos banhados, o camelo, a galinha e o elefante, foram domesticados à medida que a agricultura se expandia. Quando os animais pastadores que eram tão importantes no Velho Mundo foram introduzidos na América Latina, em seguida às viagens de Colombo, eles revelaram-se enormemente destrutivos em muitos habitats, inclusive nas florestas tropicais.

A agricultura foi desenvolvida independentemente no Novo Mundo. Ela começou há pelo menos 9.000 anos no México e no Peru. Os cães foram trazidos para o Novo Mundo por gente que migrou da Ásia, mas aparentemente nenhum outro animal ou planta doméstica foi introduzida dessa maneira. Colombo e outros que o seguiram encontraram uma verdadeira opulência de novas culturas para levar em seu retorno ao Velho Mundo. Essas culturas incluíam o milho, o feijão comum, o feijão-de-lima, o tomate, o tabaco, a pimenta, a batata, a batata-doce, a moranga e a abóbora, o abacate, o cacau e as principais espécies cultivadas de algodão.

Especiarias e ervas aromáticas são plantas apreciadas pelo seu sabor e odor. As especiarias, que são fortemente aromáticas e geralmente ricas em óleos essenciais, podem ser derivadas de raízes, cascas, sementes, frutos ou gemas de plantas, enquanto as ervas aromáticas são geralmente folhas de plantas não-lenhosas. A canela, a pimenta-do-reino e o cravo são exemplos de especiarias; a menta, o aneto e o estragão são ervas aromáticas.

Durante os últimos 500 anos, as importantes culturas têm sido usadas em todo o mundo. O trigo, o arroz e o milho, que fornecem 60% das calorias que consumimos, são cultivados em toda parte em que eles podem crescer; além delas, um limitado número de outras plantas conseguiram uma situação de comércio mundial.

A população humana cresceu de uma população estimada em 5 milhões de pessoas na época em que a agricultura começou, para mais ou menos 5,4 bilhões em 1992. A população humana está crescendo muito rapidamente e mais de 95% do crescimento ocorre em países em desenvolvimento, onde a zona rural comporta cerca de 40% da população. Como conseqüência desse crescimento e da miséria generalizada, também porque relativamente pouco se tem feito para desenvolver práticas agrícolas para as regiões tropicais, os trópicos estão sendo ecologicamente devastados, com até 20% das espécies mundiais podendo ser perdidas nos próximos 30 anos.

O fornecimento mundial de alimento pode ser melhorado pelos métodos tradicionais de melhoramento genético e seleção, pelo cultivo de novas culturas e pelos métodos de engenharia genética. A diversidade genética é necessária para permitir que as culturas sejam modificadas para satisfazer os diferentes requisitos que as permitam crescer satisfatoriamente em diferentes regiões; a agricultura moderna tende a reduzir a diversidade genética. Entre as mais promissoras culturas recentemente desenvolvidas estão o triticale e os carurus. Também promissoras são algumas culturas industriais, como a jojoba, uma valiosa fonte de cera líquida para lubrificação, e o guaiule, uma fonte de borracha. Muitos fármacos são também derivados de plantas, e sem dúvida outros, em grande número, aguardam sua descoberta. A destruição generalizada de habitats nos trópicos, contudo, está ameaçando a existência de muitas espécies vegetais potencialmente úteis, antes mesmo que elas venham a ser identificadas e exploradas.

Sugestão para Leituras Adicionais

Abrahamson, Warren G. (ed.): *Plant-Animal Interactions*, McGraw-Hill Book Company, New York, 1988.

Uma excelente coleção de capítulos que transmite o conhecimento atual acerca desses complexos sistemas; enfaticamente recomendado.

Ahmadjian, V., and S. Paracer: *Symbiosis: An Introduction to Biological Associations*, University Press of New England, Hanover, N.H., 1986.

Um tratamento extraordinário de todos os aspectos das relações simbióticas entre organismos.

Barbour, Michael G., and W. Dwight Billings (eds.): *North American Terrestrial Vegetation*, Cambridge University Press, New York, 1988.

Esse livro fornece os traços gerais dos principais tipos de vegetação da América do Norte, à luz do conhecimento atual.

Barbour, Michael G., Jack H. Burk, and Wanna D. Pitts: *Terrestrial Plant Ecology*, 2d ed., Benjamin/Cummings Publishing Company, Inc., Menlo Park, Calif., 1987.

Uma introdução lúcida e abrangente a esse entusiasmante campo.

BioScience: "Tree Death as an Ecological Process," uma série de artigos em *BioScience* 37:550-610, 1987.

Esses artigos integram habilmente a biologia das populações vegetais com o funcionamento da comunidade e do ecossistema, lançando muita luz sobre muitas facetas da ecologia vegetal.

BioSciense: "How Plants Cope: Plant Physiological Ecology," uma série de artigos em *BioScience* 38:18-67, 1988.

Esses artigos, enfaticamente recomendados, fornecem uma visão geral das possibilidades de pesquisa na ecologia fisiológica das plantas.

BioScience: "Fire Impact on Yellowstone," uma série de artigos em *BioScience* 39:667-722, 1989.

Esses artigos analisam as causas dos incêndios em Yellowstone de 1988 e os processos de recuperação posteriores.

Caufield Catherine: *In the Rainforest*, Alfred A. Knopf. Inc., New York, 1985.

Um relato maravilhosamente escrito dos problemas das regiões tropicais e seus efeitos sobre todos nós.

Chabot, B.F., and H.A. Mooney (eds.): *Physiological Ecology of North American Plant Communities*, Chapman and Hall, New York, 1985.

Uma boa introdução aos mecanismos que permitem às plantas ocupar os diversos ambientes da América do Norte.

Colinvaux, Paul A.: *Ecology*, John Wiley & Sons, Inc., New York, 1986.

Um tratamento equilibrado da ecologia, com especial ênfase nos ecossistemas.

Conniff, R.: "Yellowstone's 'Rebirth' amid the Ashes Is Not Neat or Simple, but It's Real," *Smithsonian*, September 1989, pages 36-49.

O complicado processo de regeneração no Parque Nacional Yellowstone está bem adiantado.

Ehrlich, Paul R., and J. Roughgarden: *The Science of Ecology*, Macmillan Publishing Company, New York, 1987.

Uma revisão ampla sobre ecologia, bem ajustada a um contexto evolutivo; enfaticamente recomendada.

Forman, Richard T.T., and Michael Godron: *Landscape Ecology,* John Wiley & Sons, New York, 1986.

Uma boa introdução à paisagem como um fenômeno ecológico, um campo da ecologia em rápida expansão.

Forsyth, A.: *Portraits of the Rainforest,* Camden House, Camden East, Ontario, 1990.

Um livro lindamente ilustrado e extraordinariamente interessante sobre a floresta pluvial.

Givnish, Thomas J. (ed): *On the Economy of Plant Form and Function,* Cambridge University Press. New York, 1986.

Uma excelente coleção de artigos sobre os meios através dos quais a forma e função das plantas estão relacionadas ao seu ambiente.

Heiser, Charles B., Jr.: *Seed to Civilization: The Story of Food,* 2d ed., W.H. Freeman and Company, San Francisco, 1981.

Um relato conciso das plantas que alimentam os povos.

Heiser, Charles B., Jr.: *Of Plants and People,* University of Oklahoma Press, Norman, Okla., 1985.

Um relato vivo das relações entre os povos e algumas plantas economicamente muito importantes.

Hinman, C.W.: "Potential New Crops," *Scientific American,* July 1986, pages 33-37.

Uma útil revisão sobre os esforços atuais para identificar novas culturas.

Horn, Henry S.: *The Adaptive Geometry of Trees,* Princeton University Press, Princeton, N.J., 1971.*

Esse resumido e interessante livro dará uma boa idéia do motivo pelo qual as árvores têm as formas que têm, abrindo novas idéias sobre sua forma e estrutura.

Hunter, A.E., and L.W. Aarssen: "Plants Helping Plants," *BioScience* 38:34-40, January 1988.

Embora normalmente pensemos sobre as relações entre as diferentes espécies de plantas como predominantemente competitivas, elas podem afetar duas espécies vegetais de modo positivo.

Jeffrey, David W.: *Soil-Plant Relationships: An Ecological Approach,* Timber Press, Portland, Ore., 1987.*

Uma abordagem equilibrada a todos os aspectos das relações entre plantas e solos.

MacQueen, Hilary: "Biotechnology Puts the Squeeze on Plants," *New Scientist,* 14 April 1988, pages 50-53.

Esse artigo explora os meios pelos quais os produtos vegetais secundários podem ser obtidos mais eficientemente, como a partir de culturas de células.

McIntyre, Loren: "Humboldt's Way," *National Geographic* 168:318-351, 1985.

Excelente artigo sobre Alexander von Humboldt, o inspirado explorador do século 19 que estabeleceu os fundamentos da biogeografia.

Myers, Norman: *A Wealth of Wild Species,* Westview Press, Boulder, Colo., 1983.

Um lúcido relato do valor das plantas, animais, fungos e microrganismos para o homem.

National Research Council: *Lost Crops of the Incas,* National Academy Press, Washington, D.C., 1990.

Baseado em sua avaliação das culturas andinas, o comitê apresenta um bom exemplo dos meios pelos quais novas espécies de plantas economicamente úteis podem ser usadas para alimentar os povos.

Nobel, Park S.: *Biophysical Plant Physiology and Ecology,* W.H. Freeman and Company, New York, 1983.

Um excelente relato das interações físicas entre as plantas e o seu ambiente; enfaticamente recomendado.

Norse, Elliott A.: *Ancient Forests of the Pacific Northwest,* The Island Press, Washington, D.C., 1990.

Um relato equilibrado da controvérsia que envolve a destruição das antigas florestas do noroeste do Pacífico.

Odum, Eugene P.: *Ecology and Our Endangered Life-Support Systems,* Sinauer Associates, Inc., Sunderland, Mass., 1989.*

Esse livro fornece as linhas gerais dos princípios da ecologia, os meios pelos quais nós os estamos violando e as conseqüências.

Pain, Stephanie: "The Case of the Stolen Slippers," *New Scientist,* 24 June 1989, pages 48-53.

Uma interessante discussão sobre contrabando de orquídeas, uma das razões pelas quais essas belas plantas estão rapidamente desaparecendo da natureza.

Parfit, Michael: "The Dust Bowl," *Smithsonian,* June 1989, pages 44-57.

Há meio século, partes das Grandes Planícies da América do Norte foram seriamente afetadas pelo vento; a questão agora é: Isso poderia estar acontecendo novamente agora?

Romme, W.H., and D.G. Despain: "The Yellowstone Fires," *Scientific American,* November 1989, pages 37-46.

Esse excelente artigo analisa as razões para a extensão do incêndio no Yellowstone e os processos ecológicos que são importantes para o seu entendimento.

Rosenthal, Gerald A.: "The Chemical Defenses of Higher Plants," *Scientific American,* January 1986, pages 94-99.

Um extraordinário ensaio sobre as defesas químicas das angiospermas e os meios pelos quais os animais as superam ou as exploram.

Ross, David A.: *Introduction to Oceanography,* 4th ed., Prentice-Hall, Englewood Cliffs, N.J., 1988.

Um excelente tratamento dos aspectos biológicos, químicos, físicos e geológicos — bem como os usos humanos — dos recursos oceânicos mundiais.

Simpson, Beryl B., and Molly Conner-Ogorzaly: *Economic Botany: Plants in Our World,* McGraw-Hill Book Company, New York, 1986.

Um relato excelente e bem ilustrado das plantas úteis, apresentando-as de acordo com os seus usos.

Urban, Dean L., Robert V. O'Neill, and Herman H. Shugart, Jr.: "Landscape Ecology," *BioScience* 37:119-127, 1987.

Uma perspectiva hierárquica sobre como a paisagem pode ajudar os cientistas a entender os padrões espaciais.

Vankat, J.L.: *The Natural Vegetation of North America: An Introduction,* John Wiley & Sons, Inc., New York, 1979.

Um recurso informativo valioso a respeito da vegetação dos biomas da América do Norte.

Vitousek, Peter M., Paul R. Ehrlich, Anne H. Ehrlich, and Pamela A. Matson: "Human Appropriation of the Products of Photosynthesis," *BioScience* 36:368-373, 1986.

Cerca de 25% da produtividade potencial terrestre líquida primária é usada diretamente pelo homem.

Waring, Richard H., and Willian H. Schlesinger: *Forest Ecosystems: Concepts and Management,* Academic Press, Inc., Orlando, Fla., 1985.*

Um excelente apanhado de todos os aspectos da ecologia florestal, delineando as relações entre florestas e o restante do ecossistema global.

Weiner, Jonathan: *The Next One Hundred Years: Shaping the Future of Our Living Earth,* Bantam Books, New York, 1990.

Um relato bem escrito sobre os problemas ecológicos que nos confrontam no momento em que nos aproximamos do próximo século.

Wilson, E.O. (ed.): *Biodiversity,* National Academy Press, Washington, D.C., 1988.*

Um excelente e abrangente relato da biodiversidade em todo o mundo, contendo ensaios apresentados por muitos dos principais pesquisadores do tema.

*Disponível em brochura.

APÊNDICE A

Fundamentos de Química

Átomos

Toda matéria é composta de **átomos** (do grego *atomos,* que significa "indivisível"), os quais são as menores unidades dos **elementos.** Existem 92 elementos que ocorrem naturalmente, e cada um é único na estrutura de seus átomos. Cada tipo de átomo tem um número característico de **prótons** — partículas carregadas positivamente — em seu núcleo (centro). O número de prótons varia do elemento mais leve — hidrogênio — o qual tem um próton, até o mais pesado — urânio — o qual possui 92. O **número atômico** de um elemento representa o número de prótons no núcleo de um átomo (Quadro A.1). Fora do núcleo do átomo estão os **elétrons** — partículas carregadas negativamente — que são atraídas pelas cargas positivas dos prótons. A maneira como os elétrons estão arranjados em um átomo determina as propriedades químicas daquele átomo, e as reações químicas envolvem mudanças no número e na distribuição dos elétrons de um átomo.

Os átomos também contêm **nêutrons** que são partículas não carregadas com aproximadamente o mesmo peso dos prótons (ver

Quadro A.1 *Estrutura atômica de alguns elementos muito conhecidos*

		Núcleo		
Elemento	Símbolo	Número de Prótons	Número de Nêutrons*	Número de Elétrons
Hidrogênio	H	1	0	1
Hélio	He	2	2	2
Carbono	C	6	6	6
Nitrogênio	N	7	7	7
Oxigênio	O	8	8	8
Sódio	Na	11	12	11
Fósforo	P	15	16	15
Enxofre	S	16	16	16
Cloro	Cl	17	18	17
Potássio	K	19	20	19
Cálcio	Ca	20	20	20

* No isótopo mais comum.

Quadro A.1). O **peso atômico** de um elemento é essencialmente igual ao número de prótons e nêutrons no núcleo de um átomo. Proporcionalmente aos prótons e nêutrons, os elétrons são tão leves que seu peso é geralmente desconsiderado; por exemplo, quando você se pesa, somente cerca de 30 gramas do seu peso total correspondem aos elétrons.

ISÓTOPOS

Nem todos os átomos de um mesmo elemento apresentam o mesmo peso atômico. Estes tipos diferentes de átomos são conhecidos como **isótopos.** Eles têm o mesmo número de prótons — e portanto o mesmo número atômico — porém, diferente número de nêutrons. Por exemplo, a forma comum do hidrogênio, com seu único próton, tem peso atômico 1 e é simbolizado como ^{1}H, ou simplesmente H. O deutério, ^{2}H, é um isótopo do hidrogênio que contém um próton e um nêutron, e portanto tem peso atômico 2. O trítio, ^{3}H, um terceiro isótopo do hidrogênio, tem um próton e dois nêutrons, tendo peso atômico 3 (Fig. A.1). Assim como muitos (mas não todos) isótopos menos comuns, o trítio é **radioativo**, o que significa que seu núcleo é instável e emite energia quando muda para uma forma mais estável. Tanto o deutério como o trítio têm aproximadamente as mesmas propriedades químicas do isótopo mais comum do hidrogênio (^{1}H), e podem substituí-lo em reações químicas. Entretanto, se um átomo de hidrogênio (^{1}H) ganha um próton juntamente com dois nêutrons, ele não é mais hidrogênio, e sim hélio. Passa agora a ter número atômico 2 e peso atômico 4 (Fig. A.1). A fusão de núcleos do hidrogênio (que são chamados de prótons) para formar o hélio é a fonte de energia do centro do sol e também provê a terrível força destrutiva da bomba de hidrogênio.

Muitos isótopos naturais são radioativos. Todos os elementos mais pesados — átomos com 84 ou mais prótons nos seus núcleos — são instáveis e, portanto, radioativos. Todos os isótopos radioativos emitem partículas nucleares com uma taxa proporcional ao número de átomos presentes; costuma-se dizer que eles sofrem um "decaimento" radioativo à medida que mudam para outro elemento. A taxa de queda é medida em termos de meia-vida: a **meia-vida** de um isótopo radioativo é definida como o tempo gasto para metade dos átomos em uma amostra se transformarem em outro isótopo ou em um elemento estável. Devido ao fato de que a meia-vida de um elemento é constante, é possível calcular a fração de decaimento que ocorrerá para um dado isótopo em um dado período de tempo.

Meias-vidas variam amplamente dependendo do isótopo. O isótopo radioativo do nitrogênio (^{13}N) tem uma meia-vida de apenas 10 minutos; o trítio tem uma meia-vida de 12,25 anos. O isótopo mais comum do urânio (^{238}U) tem uma meia-vida de 4,5 bilhões de anos. O átomo de urânio decai através de uma série de isótopos e é eventualmente transformado em um isótopo do chumbo (^{206}Pb).

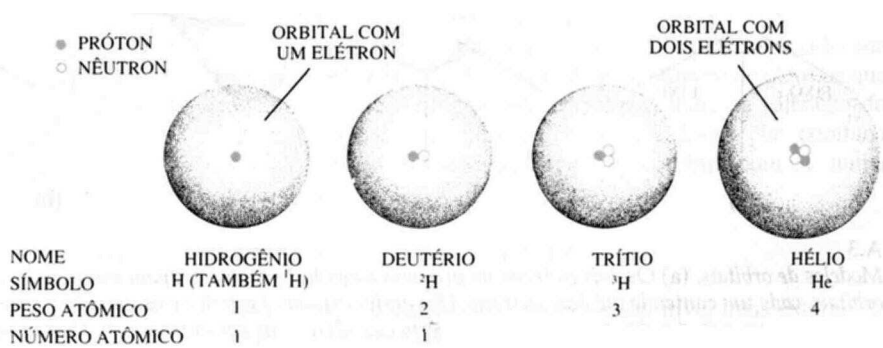
Os isótopos desempenham muitos papéis importantes em pesquisas biológicas. Um emprego é na datação de fósseis ou rochas nas quais os fósseis são encontrados. Por exemplo, a proporção entre ^{238}U e ^{206}Pb em uma dada rocha é uma boa indicação de há quanto tempo aquela rocha foi formada. (O chumbo formado como resultado da transformação do urânio não é o mesmo originalmente presente nas rochas, ^{204}Pb.) Os isótopos também são utilizados como marcadores radioativos. O uso de dióxido de carbono radioativo ($^{14}CO_2$) tem tido um importante papel ao permitir aos fisiologistas vegetais traçar o caminho do carbono na fotossíntese, como descrito no Cap. 7 (ver também Datação por Radiocarbono, no Cap. 3). Uma terceira aplicação para isótopos está na auto-radiografia, uma técnica na qual uma amostra de material contendo isótopo radioativo é colocada sobre um filme fotográfico. A energia emitida pelo isótopo deixa traços no filme e então revela a exata localização do isótopo dentro do espécime; a Fig. 22.6 é um exemplo de uma auto-radiografia (ver também Marcadores Radioativos e Auto-radiografia em Pesquisas Vegetais, no Cap. 28).

ELÉTRONS E ORBITAIS

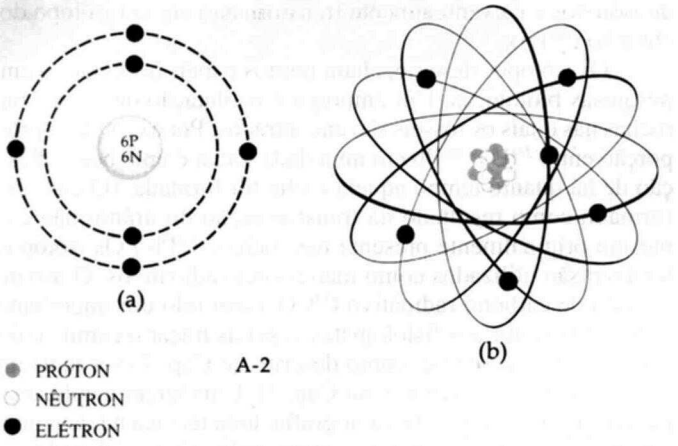
Já há muito tempo, 400 a 500 a.C., filósofos gregos sugeriram que a matéria não poderia ser indefinidamente dividida em partes cada vez menores. Entretanto, o conceito moderno de átomo como a unidade fundamental dos elementos químicos tem menos de 200 anos, e nossas idéias sobre sua estrutura têm sofrido muitas mudanças durante este período. Estas idéias, ou hipóteses, têm sido usualmente apresentadas em forma de modelos, do mesmo modo que muitas hipóteses científicas.

O primeiro modelo foi de um átomo indivisível, parecendo uma bola de bilhar. Quando foi constatado que os elétrons podiam ser removidos do átomo, o modelo da bola de bilhar deu lugar ao modelo "pudim de passas", no qual o átomo era representado como uma massa sólida, positivamente carregada, mas com partículas carregadas negativamente — elétrons — imersas nela. Posteriormente, entretanto, os físicos descobriram que um átomo é de fato um espaço essencialmente aberto. A distância de um elétron ao núcleo, obtida com dados experimentais, é cerca de 100.000 vezes o diâmetro do núcleo; os elétrons são tão minúsculos que o espaço é quase inteiramente vazio. O físico Niels Böhr propôs um modelo tipo planetário no qual os elétrons no átomo eram representados como se movendo em órbitas definidas ao redor do núcleo, com uma energia específica associada a cada órbita (Fig. A.2).

O modelo atual da configuração dos elétrons é totalmente diferente de todos aqueles previamente estabelecidos; ele reflete



A.1
Diagramas dos átomos de hidrogênio, deutério, trítio e hélio. Note que tanto o hidrogênio quanto o deutério e o trítio têm um único próton e um único elétron, de modo que são todos quimicamente semelhantes, muito embora difiram no número de nêutrons em seus núcleos. O hélio, que tem um próton e um elétron a mais, é quimicamente muito diferente do hidrogênio e seus isótopos.



A-2

A.2
O modelo planetário de Böhr de um átomo de carbono, visto em (a) *duas dimensões e em* (b) *três dimensões.*

nosso crescente conhecimento sobre o comportamento dos elétrons. De acordo com este modelo, os elétrons se movimentam imprevisivelmente ao redor do núcleo, e sua posição em qualquer momento não pode ser conhecida com certeza. Por conveniência, seu padrão de movimento é definido como o volume no espaço no qual o elétron pode ser encontrado 90% do tempo. Este volume é conhecido como o **orbital** do elétron. Cada orbital pode conter no máximo dois elétrons. Neste modelo, entretanto, os elétrons no átomo têm energia definida, ou níveis de energia.

Os níveis de energia no átomo são grosseiramente arranjados em **camadas**, cada uma das quais composta de uma ou mais **subcamadas.** Cada subcamada contém um ou mais **orbitais** com formas variadas. Os dois primeiros elétrons ocupam um único orbital esférico. Então, 90% do tempo, o único elétron do hidrogênio se move ao redor do núcleo dentro de um único orbital esférico, assim como os dois elétrons do hélio. Este único orbital esférico, com seus dois elétrons no máximo, compõe a primeira camada.

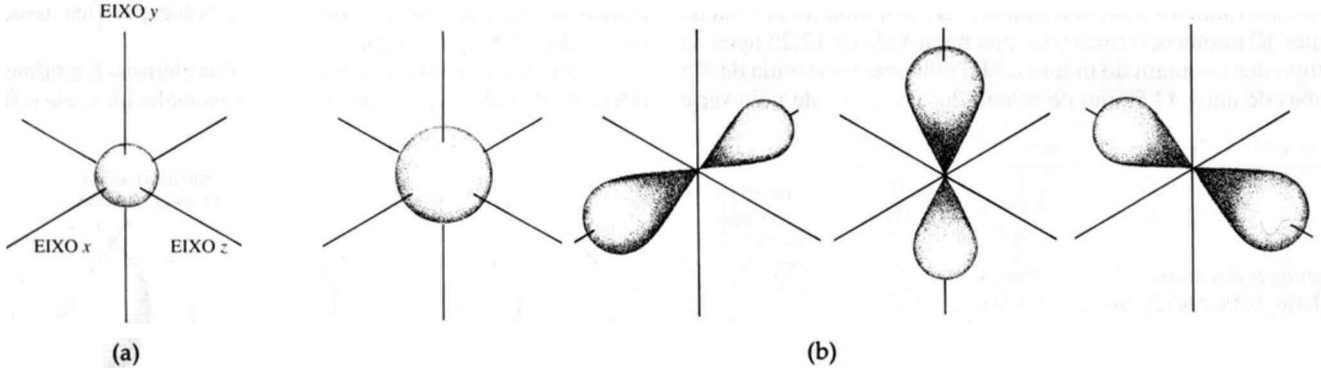
A segunda camada é composta de duas subcamadas e quatro orbitais, cada um dos quais podendo conter dois elétrons. A primeira subcamada tem um único orbital esférico e a segunda subcamada tem três orbitais em forma de halteres. Os eixos destes três orbitais são perpendiculares entre si (Fig. A.3). O orbital esférico é preenchido primeiro, seguido pelos demais em forma de halteres. A segunda camada pode conter um total de oito elétrons. Conhecem-se átomos com elétrons em até sete camadas.

Os átomos tendem a se estabilizar, ou a completar seus níveis de energia, e o seu comportamento químico é determinado por esta tendência. Por exemplo, o hélio (número atômico 2), o neônio (número atômico 10) e o argônio (número atômico 18) têm seus níveis externos de energia completamente preenchidos e por isso tendem a não ser reativos; eles são chamados gases "nobres" devido a este aparente "desdém" em reagir com outros elementos. Átomos de hidrogênio (número atômico 1), de lítio (número atômico 3), de sódio (número atômico 11) e de potássio (número atômico 19) têm um elétron solitário nos seus níveis mais extremos de energia, e eles tendem a perder este elétron. Como conseqüência desta perda, cada um fica com um próton a mais que elétrons e então adquirem uma carga positiva: H^+, Li^+, Na^+ e K^+. Em contrapartida, flúor e cloro, com números atômicos 9 e 17, respectivamente, tendem a ganhar um elétron para completar um nível externo de energia e, portanto, passam a ser carregados negativamente: F^- e Cl^-. Da mesma forma, um átomo com dois elétrons em seu nível mais externo de energia pode perder ambos, adquirindo assim uma dupla carga positiva. Por exemplo, o magnésio (número atômico 12) e o cálcio (número atômico 20) passam a Mg^{2+} e Ca^{2+}. Tais átomos carregados são conhecidos como **íons.** Íons positivamente carregados são denominados **cátions**, e os íons negativamente carregados são chamados **ânions.**

Os íons perfazem menos de 1% do peso da maioria das matérias vivas, porém desempenham papéis cruciais. Por exemplo, K^+ é o principal íon positivamente carregado na maioria das células, e muitas reações biológicas essenciais não podem acontecer na sua ausência. Tanto Na^+ como K^+ estão envolvidos no transporte ativo de açúcares e ácidos aminados através da membrana plasmática em muitas células de animais e plantas. O íon cálcio, Ca^{2+}, tem um efeito direto nas propriedades físicas da membrana; Mg^{2+} constitui parte da clorofila — a molécula que capta a energia radiante do sol.

ELÉTRONS E ENERGIA

Como se comentou anteriormente, os elétrons, que são negativamente carregados, são atraídos ao núcleo atômico devido às



A.3
Modelos de orbitais. (a) *Os dois elétrons na primeira camada do átomo ocupam um único orbital esférico.* (b) *A segunda camada tem quatro orbitais, cada um contendo até dois elétrons. Um destes orbitais é esférico e os outros três têm a forma de halteres. Os eixos dos orbitais em forma de halteres (indicados pelas linhas) são perpendiculares uns aos outros. O núcleo é a interseção dos eixos.*

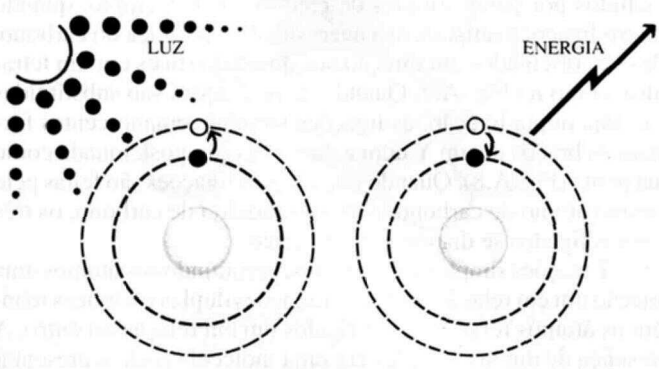
cargas positivas dos prótons. O orbital ocupado por um elétron está relacionado à quantidade de energia do elétron; esta energia está na forma de energia potencial. A seguinte analogia pode ser útil: uma pedra num solo plano não possui energia potencial. Se você a move para o alto de uma colina, você fornece a ela energia — energia potencial. Enquanto ela permanecer no topo da colina, não haverá perda ou ganho de energia. Se ela rolar colina abaixo, entretanto, ela perderá sua energia potencial rolando de volta à sua posição original ao nível do solo.

O elétron é semelhante à pedra na medida em que um fornecimento de energia pode promovê-lo a um nível energético superior — a uma posição mais afastada do núcleo. Enquanto o elétron permanecer neste nível energético mais elevado, ele possui essa energia adicional. Também, o elétron tende a ir para o menor nível energético possível, assim como a pedra rola colina abaixo (Fig. A.4).

Num dado átomo, o primeiro orbital esférico é o menor nível de energia. Os quatro orbitais do segundo nível são ocupados por elétrons com mais energia, e assim por diante. A energia é necessária para mover um elétron negativamente carregado para mais longe do núcleo positivamente carregado, da mesma forma que a energia é necessária para empurrar uma pedra para o topo de uma colina. Entretanto, ao contrário da pedra no topo da colina, o elétron não pode ser parcialmente elevado. Com um fornecimento de energia, os elétrons podem mover-se de um nível energético inferior para qualquer um dentre vários níveis superiores, porém não podem mover-se para algum local intermediário. Para que um elétron passe de um nível para outro, o átomo deve absorver um pacote discreto de energia, conhecido como um quantum de energia, que contém precisamente a quantidade de energia necessária para a transição.

Eletronegatividade

O núcleo atômico dos diferentes elementos tem graus variáveis de atração por elétrons. A força de atração depende do número de prótons no núcleo, do número de elétrons e da sua proximidade do núcleo. A afinidade de um átomo por elétrons é chamada **eletronegatividade.** A eletronegatividade é expressa numa escala de 0 a 4. O hélio e outros gases nobres não-reativos têm eletronegatividade igual a 0. No outro extremo da escala está o flúor, o qual tem eletronegatividade igual a 4. O valor para o oxigênio, o próximo elemento mais eletronegativo, é 3,5. Valores de eletronegatividade para certos elementos são dados no Quadro A.2.



A.4
Quando um estímulo energético — tal como a energia luminosa — impulsiona um elétron para um nível de energia mais alto, o elétron ganha energia potencial adicional. Esta energia é liberada quando o elétron volta ao seu nível energético prévio.

Quadro A.2 ***Eletronegatividade de alguns elementos comuns***

Oxigênio (O)	3,5
Nitrogênio (N)	3,0
Cloro (Cl)	3,0
Carbono (C)	2,5
Enxofre (S)	2,5
Hidrogênio (H)	2,1
Fósforo (P)	2,1
Sódio (Na)	0,9

Quando um elétron se move de um átomo menos eletronegativo para um de maior eletronegatividade, ele se move "colina abaixo" — energeticamente falando — e energia é liberada, do mesmo modo que se libera energia quando uma pedra rola colina abaixo.

Nas células das plantas fotossintetizantes e algas, a energia radiante da luz solar eleva os elétrons a um nível de energia superior. No decorrer de várias reações de transferência de elétrons (que são descritas na Seção 1), os elétrons são transportados colina abaixo, e a energia radiante do sol é transformada em energia química, da qual depende quase toda a vida na terra.

Ligações e Moléculas

Os átomos podem ser mantidos juntos por forças conhecidas como **ligações químicas**; um conjunto de átomos mantidos juntos através de ligações químicas é denominado **molécula.** Quando os átomos interagem para formar ligações, somente os elétrons das suas camadas mais externas (denominadas camadas de valência) são envolvidos. Existem dois tipos gerais de ligações químicas: ligações iônicas e ligações covalentes.

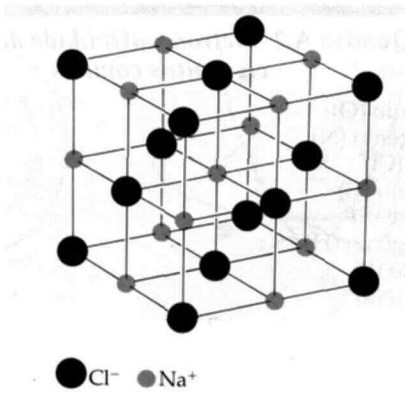
LIGAÇÕES IÔNICAS

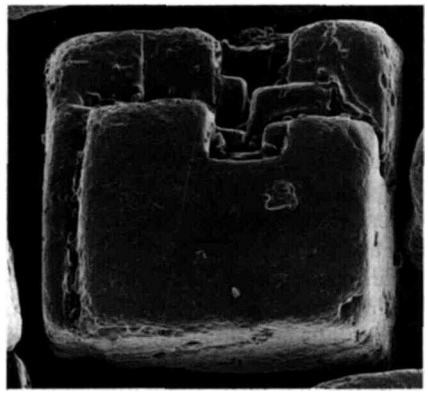
Íons positivos e negativos atraem uns aos outros. Ligações envolvendo a atração mútua entre íons de cargas opostas são conhecidas como **ligações iônicas,** ou *interações iônicas.* A ligação iônica é um tipo muito comum de ligação em moléculas inorgânicas. Assim, o íon sódio (Na^+) — com sua única carga positiva — é atraído para o íon cloreto (Cl^-) — com sua única carga negativa (Fig. A.5). O íon cálcio (Ca^{2+}), com duas cargas positivas, pode atrair e prender dois íons Cl^-, formando $CaCl_2$ — o número dois subscrito indica que dois átomos de cloro estão presentes para cada átomo de cálcio.

O poder combinante de um elemento é chamado sua **valência.** A valência é determinada pelo número de elétrons que um átomo pode ganhar ou perder, ou partilhar. As valências do Na^+ e Cl^- são 1, e a valência do Ca^{2+} é 2. Logo, Na^+ combina com Cl^- numa razão de 1 para 1, e Ca^{2+} combina com Cl^- numa razão de 1 para 2.

LIGAÇÕES COVALENTES

Outra forma de um átomo completar seu nível mais externo de energia é *partilhando* elétrons com outro átomo. Ligações for-

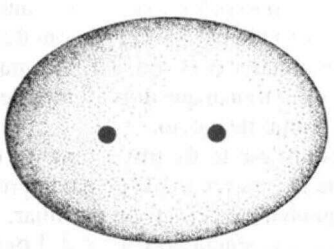




A.5
O sódio (Na), *que tem somente um elétron no seu nível energético mais externo, torna-se mais estável se perder o elétron. O cloro* (Cl), *que tem sete elétrons no seu nível energético mais externo, torna-se mais estável se ganhar um elétron. Quando o sódio e o cloro interagem, o sódio perde seu elétron solitário para o cloro; de acordo com esta transação, o sódio tem uma carga positiva* (Na^+) *e o cloro uma negativa* (Cl^-). *Tais átomos carregados são chamados íons.* (a) *Íons com cargas opostas se atraem. O sal de cozinha é o cristal* NaCl, *um arranjo ordenado de íons* Na^+ *e* Cl^- *alternantes, mantidos juntos por suas cargas opostas. Tais ligações entre íons de cargas opostas são conhecidas como ligações iônicas.* (b) *A regularidade do arranjo é refletida na estrutura dos cristais do sal.*

madas por pares de elétrons partilhados são conhecidas como **ligações covalentes.** Ligações covalentes aparecem predominantemente em química orgânica, que é essencialmente a química dos compostos contendo carbono. A ligação covalente mais simples é aquela formada entre átomos de hidrogênio na molécula do hidrogênio (Fig. A.6). Numa ligação covalente, o par de elétrons compartilhado forma um novo orbital — ou orbital molecular — que envolve ambos os átomos. Em tal ligação, cada elétron gasta parte do seu tempo ao redor de um núcleo e outra parte ao redor do outro.

O carbono, que tem número atômico igual a 6, necessita partilhar quatro elétrons para conseguir um nível energético externo preenchido e, portanto, estável; e assim o carbono é capaz de formar ligações covalentes com até quatro outros átomos. Quando estas ligações são formadas, os pares eletrônicos assumem novos orbitais. Estes orbitais moleculares são distribuídos simetricamente no espaço, formando um tetraedro regular (Fig. A.7). A capacidade do carbono de formar quatro ligações covalentes é crucial para o seu papel central na química dos sistemas vivos.



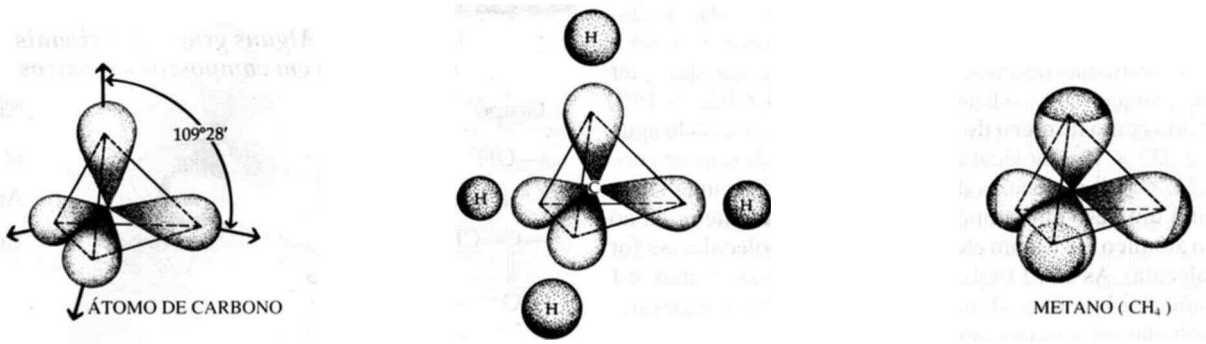
A.6
Em uma molécula de hidrogênio, cada átomo divide o seu único elétron do primeiro orbital com o outro átomo. Como resultado, ambos os átomos têm efetivamente o primeiro orbital preenchido, contendo dois elétrons — uma configuração altamente estável. O orbital mostrado aqui — um orbital molecular — indica o volume em que os dois elétrons podem ser encontrados em 90% do tempo.

Ligações Duplas e Tríplices

Existem várias maneiras pelas quais os átomos podem participar das ligações covalentes e satisfazer seus requisitos de valência. O oxigênio, com dois elétrons não-pareados no seu orbital eletrônico externo, tem valência 2. O carbono, como mencionado anteriormente, tem valência 4. O carbono e o oxigênio podem formar um composto simples, dióxido de carbono (CO_2), no qual cada átomo de oxigênio partilha dois pares de elétrons com um átomo de carbono central. Tais ligações nas quais dois átomos são mantidos juntos por dois pares de elétrons (quatro elétrons) são chamadas duplas ligações. Elas são simbolizadas em uma fórmula estrutural por duas linhas conectando os símbolos atômicos: O═C═O. Átomos de carbono podem formar ligações duplas ou tríplices (nas quais três pares de elétrons são compartilhados) entre eles ou com outros átomos.

Elétrons compartilhados em duplas ou tríplices ligações formam orbitais que diferem na sua forma daqueles orbitais preenchidos por pares simples de elétrons. Por exemplo, quando quatro ligações satisfazem a necessidade eletrônica do carbono, eles são orientados em direção aos quatro vértices em um tetraedro, como na Fig. A.7. Quando duas ligações são substituídas por uma dupla ligação, as ligações simples remanescentes formam os braços de um Y com a dupla ligação posicionada como sua perna (Fig. A.8). Quando duas duplas ligações são feitas pelo mesmo átomo de carbono, como no dióxido de carbono, os três átomos ligados se dispõem linearmente.

Ligações simples são flexíveis, permitindo aos átomos uma rotação um em relação ao outro. Ligações duplas e tríplices mantêm os átomos relativamente rígidos um em relação ao outro. A presença de duplas ligações em uma molécula pode representar uma significativa diferença nas suas propriedades. Por exemplo, tanto gorduras quanto óleos são formados por átomos de carbono e hidrogênio covalentemente ligados. Nos óleos, algumas das ligações entre os átomos de carbono são duplas, e nas gorduras todas as ligações carbono-carbono são simples.

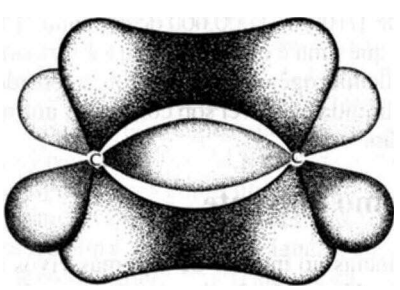


A.7
(a) *Quando o carbono forma ligações covalentes com quatro outros átomos, novos orbitais são formados. Estes novos orbitais, que têm todos a mesma forma, são orientados para os quatro vértices de um tetraedro. Logo, os quatro orbitais estão espacialmente separados tanto quanto possível.* (b) *Quando um átomo de carbono reage com o hidrogênio para formar uma molécula de metano, os quatro elétrons não-pareados do carbono formam pares com cada um dos elétrons não-pareados nos quatro átomos de hidrogênio.* (c) *Cada par de elétrons se move em um novo orbital molecular. A molécula tem a forma de um tetraedro regular.*

Ligações Covalentes Polares

Os elétrons nas ligações covalentes não são sempre igualmente compartilhadas entre os dois átomos envolvidos. Alguns átomos têm uma força atrativa por elétrons maior do que outros — ou seja, eles são mais eletronegativos. Devido a esta atração diferencial, os elétrons compartilhados tendem a despender mais tempo ao redor do átomo mais eletronegativo. Como resultado, o átomo mais eletronegativo da molécula terá uma carga ligeiramente negativa, e o átomo menos eletronegativo terá uma carga ligeiramente positiva, uma vez que sua carga nuclear não é inteiramente neutralizada (Fig. A.9). As propriedades polares de algumas ligações covalentes têm conseqüências muito importantes para os seres vivos. Por exemplo, muitas das propriedades especiais da água, da qual depende a vida, derivam em grande parte de sua natureza polar, como explicado adiante.

Ligações iônicas, covalentes e covalentes polares podem ser consideradas versões diferentes do mesmo tipo de ligação. As diferenças dependem das diferentes eletronegatividades entre os átomos combinantes. Em todas as ligações covalentes não-polares, os elétrons são compartilhados igualmente; tais ligações podem existir somente entre átomos idênticos, como no H_2, Cl_2, O_2 e N_2. Nas ligações covalentes polares, os elétrons são compartilhados desigualmente. Nas ligações iônicas, não existe compartilhamento de elétrons; uma atração eletrostática entre íons carregados negativamente e positivamente resulta do fato de eles terem recebido ou perdido elétrons.

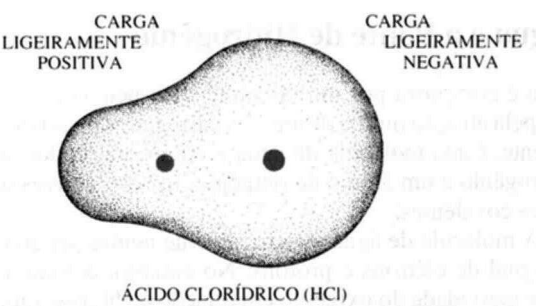


A.8
Um modelo de orbital mostrando a dupla ligação entre dois carbonos do etileno, $CH_2 = CH_2$. Um par de elétrons ocupa o orbital interno entre os dois átomos de carbono. O outro par de elétrons ocupa o orbital externo, que tem duas fases — uma acima do plano dos dois núcleos e outra abaixo. Isto cria uma ligação rígida, sobre a qual os átomos não podem girar. Os dois orbitais menores que se estendem a partir de cada átomo de carbono contêm um elétron cada, e forma orbitais moleculares com cada átomo de hidrogênio.

PESOS ATÔMICO E MOLECULAR

O peso atômico de qualquer elemento é um valor médio para misturas de isótopos de ocorrência natural daquele elemento em relação ao isótopo comum do carbono (^{12}C), que tem peso atômico igual a 12. Hipoteticamente, um elemento com exatamente o dobro do peso do carbono teria peso atômico 24; um elemento com a metade do seu peso teria peso atômico 6.

O **peso molecular** de uma substância é a soma dos pesos atômicos de todos os átomos em uma molécula. Por exemplo, o peso molecular do dióxido de carbono, CO_2, é 12 + 16 + 16, ou 44. Do mesmo modo, o peso molecular de uma proteína (ver Cap. 3) é a soma dos pesos atômicos de todos os átomos de todos os ácidos aminados constituintes.



A.9
Numa molécula polar, tal como o ácido clorídrico (HCl), os elétrons compartilhados tendem a despender mais tempo ao redor do átomo mais eletronegativo — neste caso, o átomo de cloro. Como resultado, o cloro tem uma carga ligeiramente negativa, e o átomo menos eletronegativo (hidrogênio) tem uma carga ligeiramente positiva.

Átomos e moléculas são quantificados em unidades chamadas **mol.** Um mol de qualquer substância contém o mesmo número de partículas (átomos, íons ou moléculas) que qualquer 1 mol de qualquer outra substância. Este número, $6{,}022 \times 10^{23}$, é conhecido como **número de Avogadro.** Assim, 1 mol de água contém $6{,}022 \times 10^{23}$ moléculas de água, e 1 mol de glicose contém $6{,}022 \times 10^{23}$ moléculas de glicose. Um mol de uma substância tem um peso em gramas, que é numericamente igual ao seu peso atômico (se for um elemento) ou peso molecular (se for uma molécula). Assim, 1 mol de água (H_2O) pesa 18 gramas, e 1 mol de sódio, 23 gramas. O mol é útil na definição de quantidades envolvidas em reações químicas.

Para se obter água, por exemplo, devem-se combinar 2 moles de hidrogênio (4 gramas) com 1 mol de oxigênio (32 gramas); em outras palavras, quatro átomos de hidrogênio para dois átomos de oxigênio. Dois moles de água seriam produzidos, cada um pesando 18 gramas. Do mesmo modo, para se obter sal de cozinha (NaCl), seriam combinados 1 mol de sódio (cerca de 23 gramas) e 1 mol de cloro (cerca de 35,5 gramas).

GRUPOS FUNCIONAIS

Algumas vezes grupos de átomos unidos por ligações covalentes tendem a agir nas reações químicas como um grupo, conhecido como **grupo funcional**. As propriedades químicas das moléculas orgânicas são determinadas principalmente por seus grupos funcionais. O grupo — OH é um exemplo (— OH, o grupo funcional, é chamado hidroxila; OH^-, o íon, é chamado hidróxido). Quando um átomo de hidrogênio e um de oxigênio estão ligados covalentemente, um elétron do oxigênio fica disponível para ser compartilhado. Um composto formado quando um grupo hidroxila substitui um ou mais dos átomos de hidrogênio de um hidrocarboneto (um composto formado somente de carbono e hidrogênio) é conhecido como um álcool.

Assim, quando um átomo de hidrogênio no metano (CH_4) é substituído por um grupo hidroxila, o composto torna-se metanol (CH_3OH), um álcool de aroma agradável, venenoso, conhecido pela sua capacidade de causar cegueira e morte. O etano, de modo análogo, se torna etanol (C_2H_5OH), que está presente em todas as bebidas alcoólicas. O glicerol, $C_3H_5(OH)_3$, é um álcool que contém três grupos hidroxílicos.

O grupo carboxílico (— COOH) é um grupo funcional que dá ao composto a propriedade de um ácido. O Quadro A.3 mostra alguns grupos funcionais de considerável importância biológica.

Quadro A.3 *Alguns grupos funcionais importantes em compostos orgânicos*

Grupo	Nome
— OH	Hidroxila
—NH_2	Amino
—C(=O)—CH_3	Acetila
—C(=O)—C(=O)—C—	Ceto
—C(=O)—OH	Carboxila
—P(=O)—OH	Fosfato

A Água e a Ponte de Hidrogênio

A água é composta por muitas moléculas pequenas mantidas juntas pela atração mútua de átomos carregados positiva e negativamente. Cada molécula de água é composta de dois átomos de hidrogênio e um átomo de oxigênio, ligados através de duas ligações covalentes.

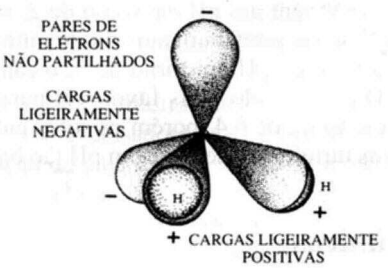
A molécula de água é eletricamente neutra, tendo um número igual de elétrons e prótons. No entanto, devido à maior eletronegatividade do oxigênio em relação ao hidrogênio, a molécula de água é polar. Os elétrons pareados nos orbitais mais externos despendem mais tempo ao redor do núcleo do oxigênio que ao redor do núcleo do hidrogênio. Conseqüentemente, a região próxima ao núcleo do oxigênio tem duas zonas fracamente negativas, e cada região próxima ao núcleo do hidrogênio tem uma zona francamente positiva. Assim, a molécula de água — em termos de sua polaridade — tem quatro pólos, dois deles carregados positivamente e dois, negativamente (Fig. A.10a).

Quando qualquer uma destas regiões carregadas se aproxima de outra região com carga oposta em outra molécula de água, a força de atração forma uma ligação entre eles — uma **ponte de hidrogênio.** Pontes de hidrogênio não são encontradas somente na água mas podem se formar entre qualquer átomo de hidrogênio que esteja covalentemente ligado a um átomo eletronegativo — usualmente oxigênio ou nitrogênio — e o átomo eletronegativo de outra molécula. Na água no estado líquido, as pontes de hidrogênio se formam entre os pólos negativos de uma molécula de água e os pólos positivos de outra. Logo, toda molécula de água pode estabelecer pontes de hidrogênio com quatro outras moléculas de água. A água no estado líquido é formada por moléculas unidas deste modo, como mostrado na Fig. A.10b.

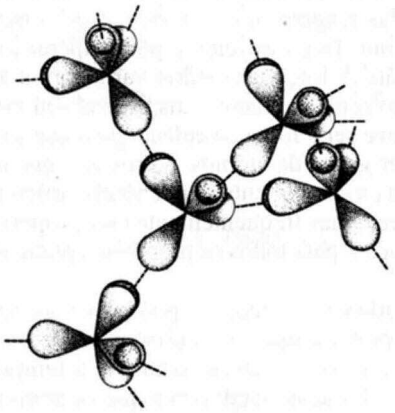
Uma única ponte de hidrogênio é relativamente fraca e tem um tempo de vida extremamente curto; em média, tais ligações duram cerca de 1/100.000.000.000 de segundo (10^{-12} segundo). Porém, assim que uma é quebrada, outra é formada. Como grupo, as pontes de hidrogênio têm uma força considerável, fazendo a água ser líquida e estável sob condições normais de temperatura e pressão.

A Água como Solvente

Muitas substâncias no interior de sistemas vivos são encontradas em solução. Uma **solução** é uma mistura uniforme de moléculas de duas ou mais substâncias. A substância presente em maior quantidade — geralmente um líquido — é dita **solvente;** as substâncias presentes em menores quantidades são ditas **solutos.** A polaridade da molécula de água é responsável pela sua capacidade de agir como um solvente para substâncias polares ou carregadas. As moléculas polares da água tendem a dissociar substâncias tais como NaCl nos seus íons constituintes. Assim, como mostrado na Fig. A.11, as moléculas de água se agrupam ao redor dos íons carregados e os segregam.



(a)



(b)

A.10
(a) *Um diagrama orbital de uma única molécula de água. Observe a distribuição em quatro pólos das cargas positivas e negativas.*
(b) *Como resultado dessas pequenas cargas positivas e negativas, cada molécula de água pode formar pontes de hidrogênio (indicadas por linhas tracejadas) com quatro outras moléculas de água.*

Muitas das moléculas importantes nos sistemas vivos, tais como a glicose, também têm áreas polares. Tais regiões de cargas parciais positivas ou negativas surgem nas proximidades dos átomos com eletronegatividade desigual, covalentemente ligados. Assim, essas moléculas atraem moléculas de água e são nela dissolvidas.

Moléculas que prontamente se dissolvem na água são chamadas **hidrofílicas** ("amigas da água"). Tais moléculas movem-se facilmente dentro da solução porque suas regiões parcialmente carregadas atraem moléculas de água, e então competem com a atração entre as próprias moléculas do solvente.

Moléculas que não têm regiões polares, tais como óleos, tendem a ser insolúveis em água. As pontes de hidrogênio entre as moléculas de água atuam como uma força para expulsar as moléculas não-polares. Como resultado desta exclusão, as moléculas não-polares tendem a se agrupar na água, como gotas de óleo tendem a juntar-se na superfície de um caldo de galinha, por exemplo. Tais moléculas são ditas **hidrofóbicas** ("com medo de água").

Ácidos e Bases

Os ácidos têm gosto azedo, como leite azedo, frutas cítricas e vinagre. As bases têm gosto pouco pronunciado, como leite de magnésia, e parecem escorregadias e lisas em solução.

Para definir "ácido" e "base" em termos químicos, é mais fácil começar olhando para a água. A água consiste em dois átomos de hidrogênio e um de oxigênio ligados por ligações covalentes. As moléculas de água também têm uma ligeira tendência para se ionizar — dissociar-se em íons H^+ e OH^-. (Os íons H^+ tendem a se combinar com outras moléculas de H_2O, para produzir o íon hidrônio, H_3O^+, mas iremos omitir este íon das nossas considerações nesta discussão.) Em qualquer volume de água pura, um pequeno, porém constante, número de moléculas de água serão dissociadas em íons. O número é constante, porque a tendência da água em se dissociar é exatamente compensada pela tendência dos íons de se reunir; assim, ao mesmo tempo que algumas moléculas de água são ionizadas, um número igual de outras são restabelecidas, um estado conhecido como equilíbrio dinâmico.

Na água pura, o número de íons H^+ é exatamente igual ao número de íons OH^-. Este é necessariamente o caso, porque um íon não pode ser formado sem o outro, quando somente moléculas de H_2O estão presentes. Uma solução adquire as propriedades reconhecidas como ácidas quando o número de íons H^+ excede o número de íons OH^-; ao contrário, uma solução é básica quando a concentração de íons OH^- excede a de H^+. Existe sempre uma relação inversa entre a concentração de íons H^+ e de OH^-; quando H^+ é alto, OH^- é baixo, e vice-versa. Isso porque o produto de suas concentrações é uma constante. Desse modo, a 25°C,

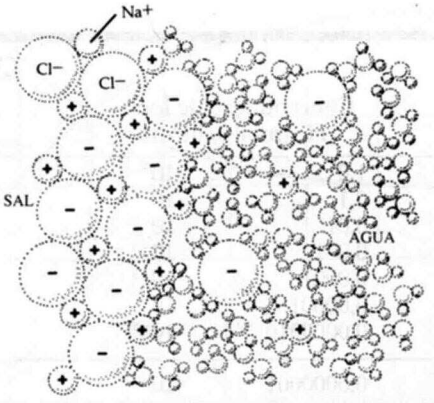
$$[H^+]\,[OH^-] = 1 \times 10^{-14} \text{ (moles por litro)}^2$$

Podemos agora definir nossos termos quimicamente:

1. Um **ácido** é uma substância que doa íons H^+ para uma solução. Uma vez que o íon H^+ é um próton, os ácidos podem ser também definidos como **doadores de prótons.**
2. Uma **base** é uma substância que reduz o número de íons H^+, ou prótons em solução. Mais especificamente, uma base é um **aceptor de prótons**. O íon OH^- é uma base, porque pode receber um próton e, desta forma, ser neutralizado:

$$H^+ + OH^- \longrightarrow H_2O$$

3. Em qualquer reação ácido-base existe sempre um doador e um aceptor de prótons.



A.11
Devido à polaridade de suas moléculas, a água pode servir como solvente para átomos ou moléculas polares. Este diagrama mostra o cloreto de sódio (NaCl) dissolvendo-se em água, à medida que as moléculas desta se agrupam ao redor dos íons, separando-os uns dos outros. Substâncias que se dissociam em íons quando em solução produzem soluções que podem conduzir eletricidade. Tais soluções são chamadas eletrolíticas.

A FORÇA DE ÁCIDOS E BASES

O ácido clorídrico é um conhecido ácido forte, significando que ele tende a ser quase completamente ionizado em solução aquosa nos íons H^+ e Cl^-. O hidróxido de sódio (NaOH) é uma conhecida base forte; em solução aquosa, ela existe inteiramente na forma de íons Na^+ e OH^-. Ácidos e bases fracos são aqueles que se ionizam apenas ligeiramente. Compostos que contêm o grupo carboxila (— COOH) são freqüentemente ácidos fracos, porque o átomo de hidrogênio pode ser parcialmente dissociado do grupo carboxila, liberando-se um próton:

$$R—COOH \rightleftharpoons R—COO^- + H^+$$

Nesta reação, R representa qualquer estrutura química que possa estar ligada ao grupo carboxílico.

Compostos que contêm o grupo amino ($—NH_2$) atuam como bases fracas, porque o grupo amino tem uma fraca tendência de receber um íon hidrogênio:

$$R—NH_2 + H^+ \rightleftharpoons R—NH_3^+$$

A ESCALA DE pH

Os químicos definem os graus de acidez como sendo a escala de pH. Na expressão "pH", o "p" significa "força" (*power*) e o "H" exprime a concentração de íons H^+.

Em um litro de água pura, 0,0000001 mol de íons hidrogênio pode ser detectado. Por conveniência, isto é expresso em termos de potência de 10, 10^{-7}, e em termos da escala de pH; isto é simplesmente expresso como pH 7 (ver Quadro A.4). Em pH 7, as concentrações de íons livres de H^+ e OH^- são exatamente as mesmas, e a água pura é então "neutra". Qualquer pH abaixo de 7 é ácido, e qualquer pH acima de 7 é básico. Quanto menor o pH, maior a concentração de íons de hidrogênio. Assim, pH 2 significa 10^{-2} mol de íons de hidrogênio por litro de água, ou 0,01 mol por litro — uma concentração muito maior que 0,0000001. Uma diferença de uma unidade de pH representa uma diferença de 10 vezes na concentração de íons de hidrogênio.

O suco de limão tem um pH em torno de 2, assim como o conteúdo estomacal de seres humanos ou de outros animais. O suco de laranja tem um pH em torno de 3; o sangue humano tem pH 7,4. O pH do solo mais favorável para a maioria das plantas está em torno de 6,4, porém os solos alcalinos têm pH entre 7 e 9, e as turfeiras podem ter um pH tão baixo quanto 3.

Reações Químicas

Todas as reações químicas envolvem a quebra de ligações e formação de novas. De acordo com os conceitos atuais, átomos e moléculas reagem uns com os outros somente quando eles colidem com força suficiente para superar as forças iniciais de repulsão. A força necessária varia com a natureza dos átomos e/ou moléculas; quanto mais estável seu estado inicial, mais intensa deve ser a força da colisão para que a reação ocorra. Em qualquer grupo de átomos, é provável que uma proporção deles esteja em movimento com energia suficiente para que a reação aconteça, mas freqüentemente esta proporção é tão pequena que a reação, para todos os propósitos práticos, não acontece.

As velocidades das reações podem ser aumentadas com o aumento da probabilidade de colisões vigorosas. Uma maneira de conseguir isso é aumentando-se a temperatura, elevando assim a velocidade média com que os átomos ou as moléculas se movem, e dessa forma aumentando as probabilidades de que elas colidam com força suficiente. Algumas vezes, como na oxidação do metano a dióxido de carbono e água, uma faísca é tudo o que é necessário. Uma vez que a reação começa, ela libera calor, que é transferido para outras moléculas de CH_4, até que todas estejam se movendo suficientemente rápido para reagir com o oxigênio quase simultaneamente com força explosiva. Conduzir uma reação por aquecimento é um método comumente usado em laboratórios químicos, assim como em indústrias.

Uma segunda forma de aumentar a velocidade de uma reação é aumentando-se a concentração das moléculas que estão reagindo. Os químicos que trabalham em pesquisas laboratoriais ou em indústrias geralmente lidam com substâncias químicas

Quadro A.4 *A escala de pH*

	Concentração de Íons H^+ (moles/litro)		pH	Concentração de Íons OH^- (moles/litro)	
	1,0	10^0	0	10^{-14}	
	0,1	10^{-1}	1	10^{-13}	
	0,01	10^{-2}	2	10^{-12}	
Ácido	0,001	10^{-3}	3	10^{-11}	
	0,0001	10^{-4}	4	10^{-10}	
	0,00001	10^{-5}	5	10^{-9}	
	0,000001	10^{-6}	6	10^{-8}	
Neutro	0,0000001	10^{-7}	7	10^{-7}	
		10^{-8}	8	10^{-6}	0,000001
		10^{-9}	9	10^{-5}	0,00001
		10^{-10}	10	10^{-4}	0,0001
Básico		10^{-11}	11	10^{-3}	0,001
		10^{-12}	12	10^{-2}	0,01
		10^{-13}	13	10^{-1}	0,1
		10^{-14}	14	10^0	1,0

puras em altas concentrações. Dessa forma, as reações químicas de interesse não são somente intensificadas, mas são também mais fáceis de controlar.

Uma terceira maneira para aumentar a velocidade de uma reação é usar catalisadores. Os catalisadores reduzem a **energia de ativação** de uma reação, isto é, a energia mínima que deve estar disponível em uma colisão para a reação ser iniciada (Fig. A.12). Metais, tais como ferro, níquel e platina, são comumente utilizados como catalisadores em laboratórios industriais. Certas moléculas aparentemente tendem a se agrupar sobre a superfície desses metais, aumentando assim a probabilidade dos indispensáveis encontros íntimos entre os reagentes. Ainda que eles possam participar das reações, os catalisadores não são consumidos, e desse modo eles podem ser usados indefinidamente. As enzimas são os catalisadores das reações químicas que ocorrem nas células vivas (ver Cap. 5).

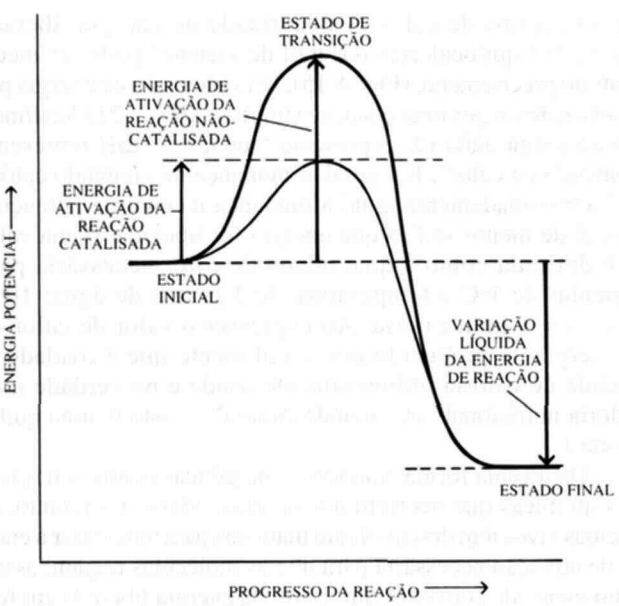
TIPOS DE REAÇÕES

As reações químicas podem ser classificadas nuns poucos tipos gerais. Um tipo, uma reação de combinação, pode ser representada pela expressão:

$$A + B \longrightarrow AB$$

Um exemplo deste tipo de reação é a combinação do gás hidrogênio com o gás oxigênio para produzir água:

$$2H_2 + O_2 \longrightarrow 2H_2o$$



A.12
Reações químicas requerem um fornecimento inicial de energia — chamada de energia de ativação — para que possa ocorrer. Uma reação não catalisada requer um maior provimento inicial de energia, chamado energia ativação, do que uma reação catalisada, tal como uma reação enzimática. A energia de ativação mais baixa, na presença de catalisador, situa-se freqüentemente dentro de uma faixa de energia possuída pela molécula, e então a reação pode ocorrer com pouco ou nenhum acréscimo de energia. Note, no entanto, que a variação líquida de energia, do estado inicial para o final, é a mesma com ou sem catalisador.

Uma reação também pode assumir a forma de uma dissociação:

$$AB \longrightarrow A + B$$

Por exemplo, a equação para formação da água pode ser invertida, para mostrar a decomposição da água nos seus elementos componentes:

$$2H_2O \longrightarrow 2H_2 + O_2$$

Isto significa que as moléculas de água liberam os gases hidrogênio e oxigênio.

Uma reação também pode envolver uma troca, assumindo a seguinte forma:

$$AB + CD \longrightarrow AD + CB$$

Um exemplo de tal reação é a combinação do ácido clorídrico e do hidróxido de sódio para formar sal de cozinha e água:

$$NaOH + HCl \longrightarrow NaCl + H_2O$$

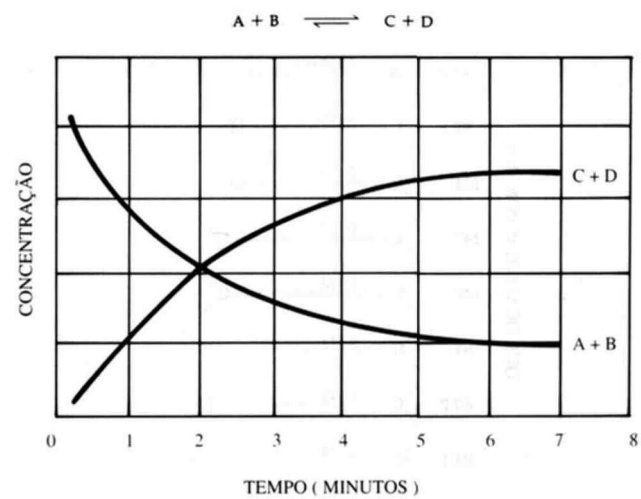
EQUILÍBRIO QUÍMICO

Algumas reações químicas podem seguir em qualquer direção, como discutido anteriormente. Quando as mudanças líquidas cessam, a reação é dita em equilíbrio. Na reação

$$A + B \rightleftharpoons C + D$$

o ponto de equilíbrio é alcançado quando tantas moléculas de C e D estão sendo convertidas em moléculas A e B, quantas moléculas de A e B estão se reconvertendo em moléculas de C e D.

A concentração dos reagentes *não* tem que se igualar à concentração dos produtos em questão para o equilíbrio ser es-



A.13
Um gráfico das mudanças na concentração dos produtos e dos reagentes em uma reação reversível. Primeiramente, estão presentes somente moléculas de A e B. A reação começa quando A e B começam a produzir os produtos C e D. Ao final de dois minutos, as concentrações de A + B e C + D são iguais. Com o prosseguimento da reação, a concentração de C + D continuará a aumentar até o ponto de equilíbrio (cerca de seis minutos) e permanecerá maior que a concentração de A + B daí em diante. No equilíbrio, as velocidades das reações de ida e volta são as mesmas.

tabelecido; somente as *velocidades* de reação de ida e volta devem ser as mesmas. Considere a reação acima. Os comprimentos diferentes das setas indicam que mais C + D está presente no equilíbrio que A + B. Se somente moléculas de A e B estão presentes inicialmente, a reação ocorre primeiramente para a direita, com moléculas de A e B convertendo-se em moléculas de C e D. A Fig. A.13 mostra as mudanças relativas na concentração com a continuidade da reação. Com o acúmulo de C e D, a velocidade da reação inversa aumenta, e ao mesmo tempo a velocidade de reação de ida diminui, devido à diminuição das concentrações de A e B. Em algum ponto (depois de seis minutos no exemplo da Fig. A.13), as velocidades das reações de ida e volta se igualam, e não acontecem mais mudanças nas concentrações. As proporções de A + B e C + D permanecerão as mesmas, porém sempre haverá mais moléculas de C e D.

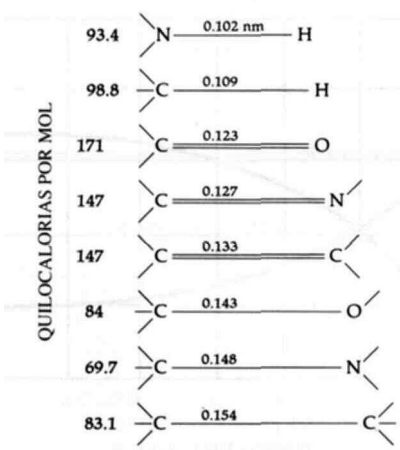
O FATOR ENERGIA

Cada ligação dentro de um composto químico tem uma energia característica, ou **energia de ligação** (Fig. A.14); quanto maior a energia de ligação, mais forte a ligação química. A energia de ligação total de um composto pode ser definida como a quantidade de energia requerida para decompor aquele composto nos seus átomos constituintes. Todas as reações químicas envolvem o rearranjo das ligações; portanto, elas são acompanhadas por mudanças energéticas. Muitas reações químicas resultam na perda de energia para o meio.

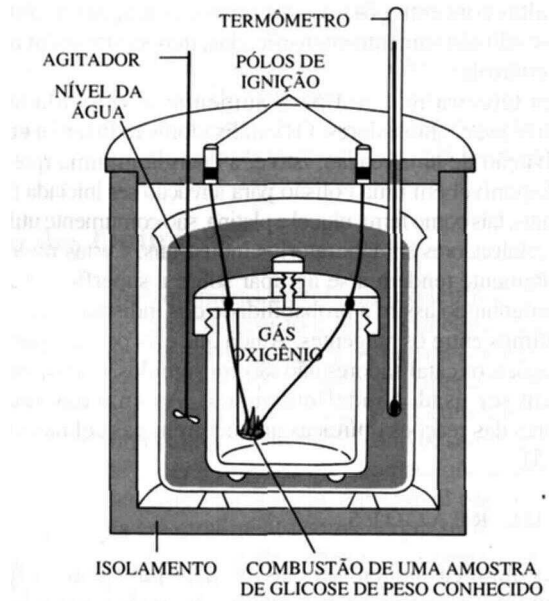
Considere, por exemplo, a combustão (oxidação) do metano, representada pela equação abaixo:

$$CH_4 + 2O_2 \longrightarrow CO_2 + 2H_2O$$

Esta reação pode ser iniciada por uma faísca (que é a causa de explosões em minas de carvão), após o que energia é liberada em forma de calor. A quantidade de energia liberada (isto é, 213 quilocalorias por mol de metano) pode ser medida muito precisamente (Fig. A.15). Esta liberação de energia pode ser expressa por uma equação simples: $\Delta H = -213$ kcal/mol. A letra grega delta (Δ) representa "mudança" e H representa "conteúdo de calor". Em geral, a mudança no conteúdo calórico é aproximadamente igual à mudança na energia potencial. O sinal de menos indica que energia foi liberada. (Uma caloria é definida como a quantidade de calor necessária para aumentar de 1°C a temperatura de 1 grama de água; 1000 calorias = 1 quilocaloria. Ao expressar o valor de calor — ou energia — produzido por um alimento que é oxidado, a unidade de caloria ordinariamente usada é na verdade uma "caloria nutricional" ou "grande caloria" — isto é, uma quilocaloria.)



A.14
Uma ligação química é a força que mantém átomos unidos. A força de uma ligação é medida em termos da energia necessária para quebrá-la. Os valores à esquerda indicam o número de quilocalorias por mol necessárias para quebrar as ligações entre os pares de átomos mostrados. As linhas conectando os átomos representam as ligações, e os valores acima delas representam as distâncias características centro a centro entre os átomos, em nanômetros (10^{-9} metros). Linhas duplas indicam duplas ligações, que mantêm os átomos mais estreitamente unidos, e por isso são mais fortes.



A.15
Um calorímetro. Uma quantidade conhecida de glicose ou qualquer outro material é queimada eletricamente. Ao entrar em combustão, o aumento na temperatura de uma quantidade conhecida de água é medida. Baseando-se no calor específico da água (a quantidade de calorias necessária para aumentar a temperatura de um grama de água em um grau Celsius), pode-se então calcular o número de calorias liberadas para queimar a amostra.

Da mesma forma, variações energéticas ocorrem nas reações químicas que ocorrem nos sistemas vivos. Entretanto, os sistemas vivos têm desenvolvido maneiras para minimizar a energia de ativação necessária para que as moléculas reajam, assim como meios de converter uma parte da energia liberada em formas mais utilizáveis que o calor (ver Cap. 5).

REAÇÕES ENDERGÔNICAS E EXERGÔNICAS

Uma reação que requer uma injeção de energia é dita **endergônica** (do grego *endon*, que significa "dentro", e *ergon*, que significa "trabalho"), porque energia precisa ser introduzida na reação. Uma reação que libera energia é uma reação **exergônica**. Uma reação endergônica pode ser imaginada como uma reação "colina acima" e uma exergônica, como uma reação "colina abai-

xo". Somente reações exergônicas (colina-abaixo) podem acontecer espontaneamente.

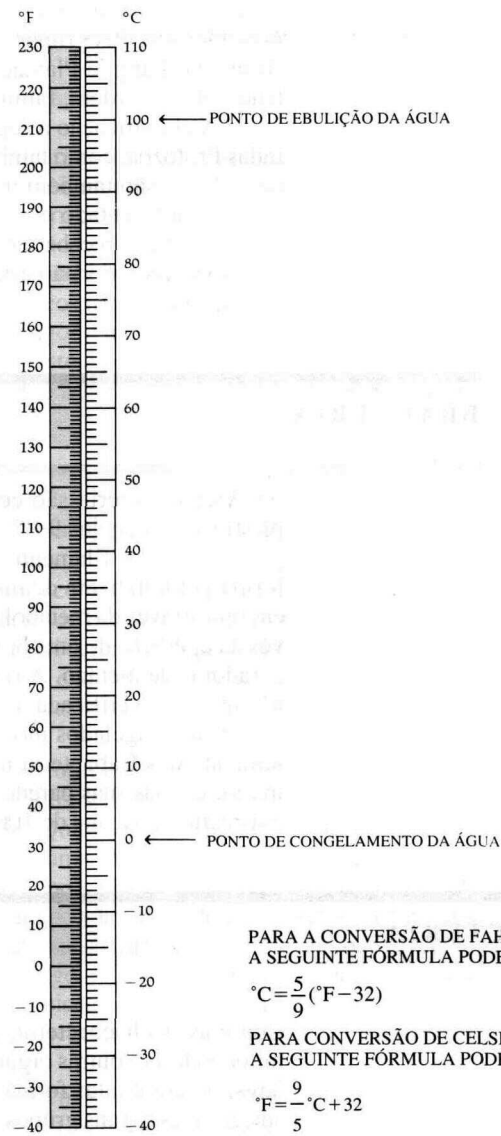
Reações endergônicas não ocorrem por si sós; elas precisam ser acopladas a algum processo "colina abaixo", de tal forma que a energia produzida por este processo possa ser usada para o processo "colina acima". Assim, a energia liberada no processo "colina abaixo" deve ser pelo menos ligeiramente maior que a requerida pelo processo "colina acima'. Nos sistemas vivos, os processos "colina acima" e "colina abaixo" são freqüentemente alcançados em estágios muito pequenos, de modo que grandes quantidades de energia não são nem necessárias nem liberadas de uma única vez.

APÊNDICE B

Tabela Métrica

	Unidade Fundamental	Quantidade	Valor Numérico	Símbolo	Equivalente Inglês
Área		hectare	10.000 m^2	ha	2,471 acres
Comprimento	metro			m	39,37 polegadas
		quilômetro	1.000 (10^3) m	km	0,62137 milha
		centímetro	0,01 (10^{-2}) m	cm	0,3937 polegada
		milímetro	0,001 (10^{-3}) m	mm	
		micrômetro	0,000001 (10^{-6}) m	μm	
		nanômetro	0,000000001 (10^{-9}) m	nm	
		ångström	0,0000000001 (10^{-10}) m	Å	
Massa	grama			g	0,03527 onça
		quilograma	1.000 g	kg	2,2 libras
		miligrama	0,001 g	mg	
		micrograma	0,000001 g	μg	
Tempo	segundo			s	
		milissegundo	0,001 s	ms	
		microssegundo	0,000001 s	μs	
Volume (sólido)	metro cúbico			m^3	35,314 pés cúbicos
		centímetro cúbico	0,000001 m^3	cm^3	0,061 polegada cúbico
		milímetro cúbico	0, 000000001 m^3	mm^3	
Volume (líquido)	litro			l	1,06 quarto
		mililitro	0,001 litro	ml	
		microlitro	0,000001 litro	μ	

Escala de Conversão de Temperatura



PARA A CONVERSÃO DE FAHRENHEIT PARA CELSIUS, A SEGUINTE FÓRMULA PODE SER USADA:

$$°C = \frac{5}{9}(°F - 32)$$

PARA CONVERSÃO DE CELSIUS PARA FAHRENHEIT, A SEGUINTE FÓRMULA PODE SER USADA:

$$°F = \frac{9}{5}°C + 32$$

APÊNDICE C

Classificação dos Organismos

Há várias formas alternativas para classificar os organismos. A que é aqui apresentada segue, acima de tudo, o esquema descrito no Cap. 10, no qual os organismos são divididos em seis grupos principais ou reinos: Archaebacteria, Eubacteria, Protista, Animalia, Fungi e Plantae. As principais categorias taxonômicas são reino, divisão (filo), classe, ordem, família, gênero, espécie.

A classificação a seguir inclui as divisões do Protista, exceto aquelas consideradas Protozoa, como também Fungi e Plantae. Certas classes, às quais se deu ênfase neste livro, são também incluídas, porém as listas não são completas. O número de espécies apresentado para cada grupo é o número estimado de espécies vivas que foram descritas e receberam nome. Apenas os grupos que incluem espécies vivas são descritos. Os vírus não estão incluídos neste apêndice, mas encontram-se discutidos no Cap. 11.

Reino ARCHAEBACTERIA

As Archaebacteria são células procarióticas que não possuem envelope nuclear, plastídeos e flagelos 9+2. As bactérias são unicelulares, mas algumas vezes se agregam em corpos filamentosos ou outros corpos superficialmente multicelulares. Sua forma predominante de nutrição é a absorção, mas um grupo de gêneros obtém sua energia através da metabolização do enxofre, e um outro gênero, *Halobacterium,* através da operação de uma bomba de próton. Muitas Archaebacteria são metanogênicas, geradoras de metano. A reprodução é assexuada, por fissão; recombinação genética não tem sido verificada. Elas são distintas morfologicamente, apresentando-se como bastonetes flagelados móveis ou não-móveis, cocos e espirilos. Diferem fundamentalmente das Eubacteria nas seqüências de bases do RNA, pela ausência de ácido murâmico nas suas paredes celulares e pela composição lipídica de suas membranas plasmáticas. Menos de 100 espécies encontram-se classificadas.

Reino EUBACTERIA

Como as Archaebacteria, as Eubacteria não possuem envelope nuclear, plastídeos, mitocôndrias e outras organelas ligadas à membrana e flagelos 9+2; elas são unicelulares, porém muitas formam agregados. Sua forma predominante de nutrição é a absorção, mas alguns grupos são fotossintetizantes ou quimiossintetizantes. A reprodu-

ção é essencialmente assexuada, por fissão ou brotamento; entretanto, partes das moléculas de DNA também podem ser transferidas entre células, em determinadas circunstâncias. Elas são móveis através de flagelos simples ou através de deslizamento, ou também podem ser não-móveis.

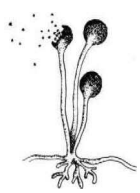
Cerca de 2.500 espécies de Eubacteria são reconhecidas até o presente, mas provavelmente este número represente uma pequena fração do número real. A identificação das espécies não é comparável à dos eucariontes e se baseia bastante em características metabólicas. Um grupo, a classe Rickettsiae — bactérias muito pequenas — ocorre amplamente como parasitas de artrópodes e pode conter dezenas de milhares de espécies, dependendo dos critérios de classificação empregados; elas não foram incluídas nas estimativas aqui apresentadas.

Os cientistas começaram recentemente a dividir as Eubacteria em filos, e cerca de 20 são reconhecidos; não há um consenso sobre os limites destes grupos. Entre eles, as cianobactérias representam um grupo antigo que é ecologicamente abundante e importante. Erroneamente denominadas no início de "algas azul-esverdeadas", as cianobactérias apresentam fotossíntese baseada na clorofila *a*. As cianobactérias, como as algas vermelhas, também possuem pigmentos acessórios chamados ficobilinas. Muitas cianobactérias conseguem fixar o nitrogênio atmosférico, freqüentemente em células especializadas chamadas heterocistos. Algumas cianobactérias formam filamentos complexos ou outras colônias. Embora cerca de 7.500 espécies de cianobactérias tenham sido descritas, uma estimativa mais razoável situa o número destas bactérias especializadas em cerca de 200 espécies distintas não-simbióticas.

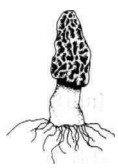
Reino FUNGI

Organismos eucarióticos multicelulares ou raramente unicelulares nos quais os núcleos ocorrem basicamente num micélio contínuo; este micélio torna-se septado em certos grupos e em certos estágios do ciclo de vida. Fungos são heterotróficos; eles obtêm sua nutrição por absorção. Membros de todas as três divisões formam importantes relações simbióticas com as raízes de plantas, chamadas micorrizas. Ciclos reprodutivos típicos incluem fases sexuada e assexuada. Há cerca de 100.000 espécies válidas de fungos e muitas outras ainda para serem descobertas. Algumas têm dois ou mais nomes; isto é particularmente encontrado nos fungos que podem ser classificados tanto como ascomicetos ou como membros dos deuteromicetos.

Divisão



Divisão Zygomycota: Fungos terrestres cujas hifas apresentam septos somente durante a formação de estruturas reprodutivas; quitina é predominante na parede celular. A classe inclui cerca de 765 espécies descritas, das quais umas 100 ocorrem como componentes das endomicorrizas que são encontradas em aproximadamente 80% de todas as plantas vasculares.



Divisão Ascomycota: Fungos terrestres e aquáticos nos quais as hifas são septadas, mas os septos perfurados; septos completos separam estruturas reprodutivas tais como esporos ou gametângios. Quitina é predominante na parede celular. A reprodução sexuada implica a formação de uma célula característica — o asco — na qual a meiose ocorre e dentro da qual os ascosporos são formados. As hifas de muitos ascomicetos são entrelaçadas e firmemente compactadas, constituindo estruturas complexas chamadas ascomas. A maioria das leveduras são ascomicetos unicelulares que se reproduzem assexuadamente; cerca de um quarto dos gêneros são atualmente basidiomicetos. Há aproximadamente 30.000 espécies de ascomicetos, incluindo as 17.000 de deuteromicetos (membros do grupo artificial Deuteromycota), nas quais a fase sexuada não ocorre ou é desconhecida.

Liquens: Os liquens são associações simbióticas entre ascomicetos e certos gêneros de algas verdes ou de cianobactérias que se multiplicam dentro de suas tramas de hi-

fas densas. (Há também cerca de uma dúzia de espécies de basidiomicetos que formam associações com algas, mas eles estão estreitamente relacionados aos basidiomicetos de vida livre e não se parecem com os outros fungos liquenizados.) Há cerca de 20.000 espécies descritas de liquens.

Divisão Basidiomycota: Fungos terrestres cujas hifas são septadas mas os septos são perfurados; septos completos separam estruturas reprodutivas tais como esporos. Quitina é predominante na parede celular. A reprodução sexuada envolve a formação dos basídios, nos quais a meiose ocorre e sobre os quais os basidiosporos têm origem. Os basidiomicetos são dicarióticos durante a maior parte de seus ciclos de vida, havendo, com freqüência, uma complexa diferenciação de "tecidos" dentro dos basidiomas. Há componentes da maioria das ectomicorrizas. Cerca de 25.000 espécies descritas.

Classe Hymenomycetes: Basidiomicetos que produzem basidiosporos em um himênio exposto no basidioma; cogumelos comestíveis e venenosos, fungos coralóides e orelhas-de-pau. Os basídios podem ser asseptados (indivisos internamente) ou septados.

Classe Gasteromycetes: Basidiomicetos que produzem basidiosporos dentro dos basidiomas onde permanecem completamente fechados, pelo menos parte de seu desenvolvimento; *puffballs, earthstars, stinkhorns* e assemelhados.

Classe Teliomycetes: Basidiomicetos que não formam basidioma e têm basídios septados; ferrugens e carvões.

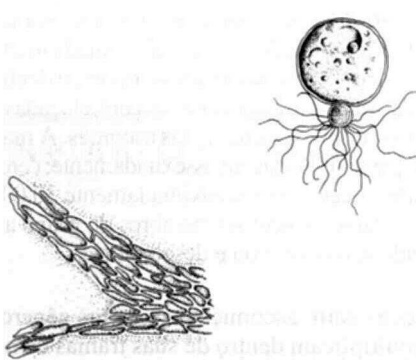
Reino PROTISTA

Organismos eucariontes, uni- ou multicelulares. Seus tipos de alimentação incluem ingestão, fotossíntese e absorção. Sexualidade verdadeira está presente em quase todas as divisões. Movem-se através de flagelos tipo 9+2 ou são imóveis. Fungos, plantas e animais são grupos multicelulares especializados que se originaram dos protistas. As divisões tratadas neste livro incluem protistas heterotróficos ("fungos" aquáticos, organismos pseudoplasmodiais, mixomicetos e quitrídias) e autotróficos (algas). As características das divisões de protistas estão sumarizadas no Quadro 13.1.

Divisão

Divisão Oomycota: "Fungos" aquáticos e organismos afins. Organismos aquáticos ou terrestres com células móveis características em certos estágios de seus ciclos de vida. Os flagelos são em número de dois — um pinado e outro liso. Suas paredes celulares são compostas de celulose ou de polímeros semelhantes a ela; armazenam glicogênio como substância de reserva. Há cerca de 475 espécies.

Divisão Chytridiomycota: Quitrídias. Organismos aquáticos, heterotróficos, com células móveis características em certos estágios de seus ciclos de vida. Estas células têm flagelo único, posterior e liso. Suas paredes celulares são compostas de quitina, mas também podem estar presentes outros polímeros; armazenam glicogênio como substância de reserva. Há cerca de 750 espécies.



Divisão Acrasiomycota: Organismos pseudoplasmodiais. Indivíduos heterotróficos que se apresentam como amebas isoladas (denominadas mixamebas). Eventualmente, as mixamebas ficam juntas formando um pseudoplasmódio, no qual elas mantêm suas identidades. Por último, o pseudoplasmódio forma um corpo de frutificação. Reprodução sexuada envolve uma estrutura conhecida como macrocisto. Primeiramente, os pares de amebas se fundem formando zigotos. Posteriormente, estes zigotos atraem e englobam amebas vizinhas. O principal modo de alimentação é por ingestão. Existem vários gêneros, com cerca de 65 espécies conhecidas.

Divisão Myxomycota: Mixomicetos. Organismos heterotróficos, amebóides, que formam plamódios multinucleados que deslizam e, eventualmente, se diferenciam em esporângios multinucleados. Estes esporângios podem dar origem a muitos esporos. Reprodução sexuada ocorre ocasionalmente. O modo de alimentação é predominantemente por ingestão. Há cerca de 450 espécies.

Divisão Chrysophyta: Crisófitas. Organismos autotróficos que possuem clorofilas *a* e *c* e carotenóides, incluindo fucoxantinas. A substância de reserva é armazenada na forma do carboidrato denominado crisolaminarina. As paredes celulares estão ausentes, ou consistem em celulose com escamas de sílica em alguns representantes, ou de sílica em diatomáceas. Há cerca de 6.650 espécies atuais.

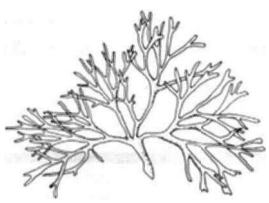
Classe Chrysophyceae: Algas douradas. Grupo diversificado, composto principalmente de organismos unicelulares, geralmente flagelados, outros aflagelados e alguns amebóides. Em muitas crisofíceas não há uma parede claramente definida, mas existem escamas de sílica ou uma estrutura de sustentação. Há cerca de 500 espécies.

Classe Xanthophyceae: Algas verde-amareladas, principalmente unicelulares, que possuem clorofilas *a* e *c* mas falta fucoxantina. A maioria é imóvel, mas algumas são amebóides ou flageladas. Existem cerca de 550 espécies.

Classe Bacillariophyceae: Diatomáceas. Crisófitas com frústulas duplas de sílica, as quais se encaixam como uma placa-de-Petri. Possuem clorofilas *a* e *c*, bem como fucoxantina. Às vezes são móveis pela secreção de fibrilas mucilaginosas ao longo de uma depressão especializada chamada rafe. Existem cerca de 5.600 espécies atuais, além de um grande número de espécies extintas.

Divisão Pyrrhophyta: Dinoflagelados. Organismos autotróficos que possuem clorofilas *a* e *c* e carotenóides. A substância de reserva é o amido. Parede celular celulósica. Esta divisão contém aproximadamente 1.100 espécies, principalmente biflageladas. Todas estas possuem flagelos laterais, um dos quais se movimenta num sulco que circunda o organismo. Reprodução sexuada é geralmente isogâmica, mas anisogamia pode também ocorrer. A mitose dos dinoflagelados é ímpar. Muitos — na forma chamada zooxantelas — são simbiontes em animais marinhos e são importantíssimos para a produtividade de recifes de corais.

Divisão Euglenophyta: Euglenófitas. Cerca de um terço de aproximadamente 40 gêneros de euglenófitas possui cloroplastos com clorofilas *a* e *b* e carotenóides; as demais são heterotróficas e assemelham-se muito a membros do filo Zoomastigina, entre os quais as euglenófitas estariam, provavelmente, mais bem incluídas. Elas armazenam paramido, um carboidrato incomum, como substância de reserva. As euglenófitas geralmente têm apenas um flagelo apical do tipo pinado e um vacúolo contrátil. A película flexível é rica em proteínas. Reprodução sexuada é desconhecida. Existem cerca de 800 espécies, a maioria das quais ocorre em águas continentais.



Divisão Rhodophyta: Algas vermelhas. Algas principalmente marinhas caracterizadas pela presença de clorofila *a* e ficobilinas. Seu produto de reserva é o amido, e as paredes das células são compostas de celulose ou materiais pécticos, com carbonato de cálcio em muitas espécies. Células móveis não estão presentes em nenhum estágio do complexo ciclo de vida. O corpo vegetativo é constituído por filamentos estreitamente reunidos em uma matriz gelatinosa, não sendo diferenciado em raízes, folhas e caules. Células condutoras especializadas estão ausentes. Existem cerca de 4.000 espécies.

Divisão Phaeophyta: Algas pardas. Algas multicelulares, quase inteiramente marinhas, caracterizadas pela presença da clorofila *a*, clorofila *c* e fucoxantina. O carboidrato de reserva é a laminarina e as paredes celulares possuem uma matriz de celulose com ácidos algínicos. As células móveis são biflageladas, com um flagelo do tipo pinado direcionado para a frente e outro, do tipo chicote, direcionado para trás. Uma diferenciação considerável é observada em alguns dos *kelps* (algumas das grandes algas pardas da ordem Laminariales), com células condutoras, especializadas em transportar produtos de fotossíntese para regiões do talo pouco iluminadas. Não ocor-

re, entretanto, diferenciação em raízes, folhas e caules, como nas plantas vasculares. Existem cerca de 1.500 espécies.

Divisão Chlorophyta: Algas verdes. Organismos fotossintetizantes uni- ou multicelulares, caracterizados pela presença de clorofila *a*, clorofila *b* e vários carotenóides. O carboidrato de reserva é amido; somente as algas verdes e as plantas, que são claramente descendentes das algas verdes, armazenam suas reservas dentro dos plastídeos. As paredes celulares das algas verdes são formadas de polissacarídeos, algumas vezes celulose. As células móveis têm dois flagelos do tipo chicote, inseridos lateral ou apicalmente. Até mesmo os gêneros multicelulares verdadeiros não exibem padrões complexos de diferenciação. A multicelularidade surgiu pelo menos três vezes e, provavelmente, mais vezes. São conhecidas cerca de 7.000 espécies.

Classe Charophyceae: Algas verdes unicelulares ou com poucas células, ou filamentosas ou parenquimatosas, nas quais a divisão celular envolve um fragmoplasto — um sistema de microtúbulos perpendicular ao plano da divisão celular. O envoltório nuclear quebra-se durante a mitose. Células móveis, quando presentes, são assimétricas e possuem dois flagelos laterais ou subapicais que se estendem lateralmente em ângulo reto em relação à célula. A reprodução sexual sempre envolve a formação de um zigoto dormente e meiose zigótica. Alguns membros desta classe assemelham-se mais intimamente às plantas do que qualquer outro organismo. Ocorrem predominantemente em água doce.

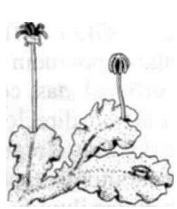
Classe Ulvophyceae: Divisão celular semelhante àquela das Charophyceae; o envoltório nuclear persiste durante a mitose. As células móveis, quando presentes, são simétricas e possuem dois, quatro ou muitos flagelos apicais, direcionados para frente. A reprodução sexual envolve, muitas vezes, uma alternância de gerações e meiose espórica; zigotos dormentes são raros. Predominantemente marinhas.

Classe Chlorophyceae: Algas verdes que apresentam um modo peculiar de divisão celular envolvendo um ficoplasto — um sistema de microtúbulos paralelo ao plano de divisão celular. O envoltório nuclear persiste durante todo o processo mitótico e a divisão dos cromossomos ocorre dentro dele. Células móveis, quando presentes, são simétricas e possuem dois, quatro ou muitos flagelos apicais, direcionados para frente. A reprodução sexual sempre envolve a formação de um zigoto dormente e meiose zigótica. Ocorrem predominantemente em água doce.

Reino PLANTAE

As plantas são autotróficas (algumas são heterotróficas derivadas), organismos multicelulares produzindo avançada diferenciação de tecidos. Todas as plantas têm uma alternância de gerações, em que a fase diplóide (esporófito) inclui um embrião, e a fase haplóide (gametófito) produz gametas por mitose. Seus pigmentos fotossintetizantes e reservas alimentares são semelhantes àqueles de algas verdes. As plantas são principalmente terrestres.

Divisão



Divisão Hepatophyta: As hepáticas. Hepatophyta e as duas divisões seguintes — todas constituem as briófitas — têm os gametângios multicelulares com uma camada externa estéril; seus anterozóides são biflagelados. Em todas as três divisões, a fotossíntese é realizada no gametófito, do qual o esporófito é dependente. Nas hepáticas faltam tecido condutor especializado (possivelmente com poucas exceções), uma cutícula e estômato; elas são as mais simples de todas as plantas vivas. Os gametófitos são talosos ou folhosos, e os rizóides são unicelulares. Há cerca de 6.000 espécies.

Divisão Anthocerophyta:* Os antóceros. Antóceros têm gametófitos talosos; o esporófito cresce de um meristema basal intercalar, enquanto as condições são favoráveis. Estômatos estão presentes no esporófito; não há tecido condutor especializado. Há cerca de 100 espécies.

Divisão Bryophyta: Os musgos. Os musgos têm gametófitos folhosos; os esporófitos têm complexo padrão de deiscência. Tecido condutor especializado está freqüentemente presente nos gametófitos e esporófitos. Rizóides são multicelulares. Estômatos estão presentes nos esporófitos. Há cerca de 9.000 espécies.

Divisão Psilotophyta: Psilópsidas. Plantas vasculares isosporadas, com dois gêneros, um dos quais possui apêndices filiformes, semelhantes a folhas, no caule; ambos os gêneros têm esporófitos extremamente simples, sem diferenciação entre raiz e caule. Os anterozóides são móveis. Existem várias espécies.

Divisão Lycophyta: As licófitas. Plantas vasculares iso- e heterosporadas, caracterizadas pela presença de micrófilos. As licófitas têm aparências extremamente diversificadas. Todas têm anterozóides móveis. Existem de 10 a 15 gêneros com cerca de 1.000 espécies.

Divisão Sphenophyta: As cavalinhas. Apenas um gênero, *Equisetum,* de plantas vasculares isosporadas, com caules articulados, marcados por nós evidentes e com costelas silicificadas salientes. Os esporângios são formados em estróbilos no ápice do caule. As folhas são escamiformes. Os anterozóides são móveis. Existem 15 espécies de cavalinhas.

Divisão Pterophyta: As samambaias. A maioria é isosporada, com algumas heterosporadas. Todas possuem megáfilos. O gametófito é mais ou menos de vida livre e geralmente fotossintetizante. Os gametângios são multicelulares e os anterozóides livre-nadantes. Existem cerca de 11.000 espécies.

Divisão Coniferophyta: As coníferas. Gimnospermas com crescimento cambial ativo e folhas simples. Óvulos e sementes estão expostos e o gameta masculino não é flagelado. É o mais familiar grupo de gimnosperma. Existem aproximadamente 50 gêneros, com cerca de 550 espécies.

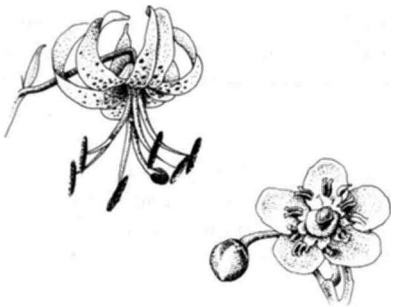
Divisão Cycadophyta: As cicas. Gimnospermas com crescimento cambial lento e folhas compostas pinadas, semelhantes às das samambaias ou das palmeiras. Os óvulos e sementes ficam expostos. Os gametas masculinos são flagelados e móveis, mas são levados até as proximidades do óvulo em um tubo polínico. Existem 10 gêneros, com cerca de 100 espécies.

Divisão Ginkgophyta: Ginkgo. Gimnosperma com crescimento cambial considerável e folhas flabeliformes, com venação dicotômica aberta. Os óvulos e as sementes ficam expostos e as sementes apresentam a testa carnosa. Os gametas masculinos são levados até as proximidades do óvulo num tubo polínico, mas são flagelados e móveis. Existe apenas uma espécie.

Divisão Gnetophyta: Gnetófitas. Gimnosperma com muitas características semelhantes às das angiospermas, tais como a presença de elementos de vasos. São as únicas gimnospermas onde eles ocorrem. Os gametas masculinos são imóveis. Existem três gêneros muito distintos, com cerca de 70 espécies.

Divisão Anthophyta: As plantas com flores. Plantas com sementes nas quais os óvulos encontram-se encerrados num carpelo e as sementes são formadas dentro de frutos. As angiospermas são extremamente variadas quanto aos aspectos vegetativos, mas caracterizam-se pela flor, a qual é basicamente polinizada por insetos. Outros modos

*N.T.: Segundo Hässel de Menéndez (1988), é Anthocerotophyta.



de polinização, tais como a polinização pelo vento, derivaram-se de diferentes linhas. Os gametófitos são muito reduzidos, com o feminino consistindo freqüentemente em apenas sete células na maturidade. Ocorre dupla fecundação, envolvendo dois gametas masculinos do microgametófito maduro, dando origem ao zigoto (gameta masculino e oosfera) e ao núcleo primário do endosperma (gameta masculino e núcleos polares). O zigoto forma o embrião e o núcleo primário do endosperma forma um tecido nutritivo especial, chamado endosperma. Existem cerca de 235.000 espécies.

Classe Monocotyledoneae: As monocotiledôneas. As partes florais são geralmente trímeras, a venação foliar é geralmente paralela, os feixes vasculares primários no caule encontram-se dispostos ao acaso, não há crescimento secundário verdadeiro e há apenas um cotilédone. Existem cerca de 65.000 espécies.

Classe Dicotyledoneae: As dicotiledôneas. As partes florais encontram-se, em geral, em tetrameria ou pentameria, a venação foliar é freqüentemente reticulada, os feixes vasculares primários no caule estão dispostos em anel, a maioria apresenta câmbio vascular com crescimento secundário verdadeiro e há dois cotilédones. Existem cerca de 170.000 espécies.

Alguns outros termos comuns, usados para descrever os grandes grupos vegetais, merecem ser mencionados aqui. Em sistemas nos quais as algas e os fungos são vistos como plantas, eles são agrupados freqüentemente como um sub-reino, Thallophyta, as talófitas: organismos com estruturas,* tais como raiz, caule ou folhas pouco diferenciadas e sem tecidos vasculares (xilema e floema). As briófitas e as plantas vasculares são então agrupadas num segundo sub-reino, Embryophyta, no qual o zigoto desenvolve-se num embrião multicelular, encerrado num arquegônio ou saco embrionário. Todas as embriófitas destacam-se pelas alternâncias de gerações heteromórficas.

Embora não sejam mais usados nos sistemas de classificação formais, termos tais como "algas", "talófitas", "plantas vasculares" e "gimnospermas" ainda são úteis, às vezes, num sentido informal. Num esquema ainda mais antigo, todas as plantas eram divididas em "fanerógamas", para o caso das plantas com sementes,** e "criptógamas", para aquelas que não tinham sementes.** Esses termos são ainda utilizados ocasionalmente.

*N.T.: O autor usou o termo tecidos para se referir às partes que constituem o corpo de uma planta talófita. Em verdade, essas plantas podem apresentar estruturas denominadas rizóides, caulóides ou filóides, que constituem-se de tecidos pouco diferenciados e lembram, pelo formato externo, raízes, caules e folhas, respectivamente.

**N.T.: O autor usou o termo "flores", mas o correto, para indicar fanerógamas, é a presença de estruturas de reprodução visíveis como nas plantas com sementes e, para criptógamas, a ausência de estruturas de reprodução visíveis.

APÊNDICE D

Eras Geológicas

Era*	Período*	Época*	Formas de Vida	Clima e Maiores Eventos Físicos
CENOZÓICO (65)	Quaternário (2)	Recente (0,01) Pleistoceno (2)	Era dos seres humanos Extinção de muitos dos grandes mamíferos e aves.	Flutuação de frio a suave. Mais de duas dúzias de glaciações avançam e retraem; soerguimento final de muitas cadeias de montanhas.
	Terciário (65)	Plioceno (5,1)	Aridez, formação de desertos; diversificação climática. Primeira ocorrência de humanóides.	Mais frio. Muito soerguimento e constituição de montanhas; grande expansão de glaciação no Hemisfério Norte. Soerguimento do Panamá, unindo as Américas do Norte e do Sul.
		Mioceno (24,6)	Expansão dos campos à medida que as florestas se contraem. Animais pastadores, macacos.	Moderado. Glaciação extensiva começa novamente no Hemisfério Sul.
		Oligoceno (38)	Mamíferos pastadores, primatas parecidos com macacos; muitos gêneros modernos de plantas evoluem.	Surgimento dos Alpes e Himalaia A América do Sul se separa da Antártica. Vulcões nas Montanhas Rochosas.
		Eoceno (54,9)	Radiação extensiva de mamíferos e aves; formação inicial dos campos.	Suave a muito tropical. A Austrália se separa da Antártica; a Índia colide com a Ásia.
		Paleoceno (65)	Primeiros mamíferos insentívoros e primatas.	Suave a frio. Mares continentais amplos e rasos em grande parte desaparecidos.
MESOZÓICO (248)	Cretáceo (144)		As angiospermas e muitos grupos de insetos aparecem e tornam-se dominantes. Era dos répteis. Extinção dos dinossauros no final do período.	Clima tropical a subtropical em toda a parte. A África e a América do Sul se separam.
	Jurássico (213)		Gimnospermas, especialmente Cycadales. Aparecimento dos pássaros.	Suave. Continentes baixos com grandes áreas cobertas por mares.
	Triássico (248)		Florestas e gimnospermas e pteridófitas. Primeiros dinossauros e primeiros mamíferos.	Continentes montanhosos, ligados em um supercontinente. Grandes áreas áridas.

Era*	Período*	Época*	Formas de Vida	Clima e Maiores Eventos Físicos
PALEOZÓICO (590)	Permiano (286)		Origem das coníferas, Cycadales e ginkgos; primeiros tipos de floresta desaparecem. Diversificação dos répteis.	Glaciação extensiva no Hemisfério Sul. Surgimento dos Apalaches. Aridez por todo o globo.
	Carbonífero (360) Pensilvaniano (320) Mississipiano (360)		Anfíbios aparecem na terra, florestas aparecem e tornam-se dominantes. Origem dos insetos e dos répteis. Era dos anfíbios.	Quente, com pouca variação sazonal; terras baixas, pantanosas, com formação de depósitos de carvão.
	Devoniano (408)		Era dos peixes. Surgimento das plantas terrestres; extinção das plantas vasculares primitivas.	Mar cobrindo a maioria da terra, com montanhas locais.
	Siluriano (438)		O período se inicia com um importante evento de extinção. Primeiros fósseis vegetais. Primeiros peixes mandibulados.	Suave. Continentes geralmente planos.
	Ordoviciano (505)		O período se inicia com o primeiro grande evento de extinção. Fósseis mais antigos de crustáceos. Diversificação dos moluscos. Possível época de invasão da terra pelas plantas. Primeiros fungos.	Suave. Mares rasos, continentes geralmente planos; os mares cobrem boa parte do atual território dos Estados Unidos.
	Cambriano (590)		Evolução do exoesqueleto em animais. Evolução explosiva de filos e divisões. Evolução dos cordados.	Suave. Extensos mares cobrindo os continentes atuais.
PRÉ-CAMBRIANO (4500)			Origem da vida (pelo menos 3,5 bilhões de anos atrás). Origem dos eucariontes, pelo menos 1,5 bilhão de anos atrás. Animais multicelulares há mais ou menos 700 milhões de anos.	Formação da crosta terrestre e começo do movimento dos continentes.

*O número que segue o nome da divisão dos tempos geológicos indica a era (em milhões de anos) na qual ela começou.

Glossário

a- (do grego *a-*, não, sem): Prefixo de negação da parte seguinte da palavra.
Å: *Ver* ångstrom.
abscisão: A queda das folhas, flores e frutos, ou outras partes das plantas, geralmente após a formação de uma zona de abscisão.
ácido: Uma substância que se dissocia na água, liberando íons hidrogênio (H^+) e causando assim um aumento relativo na concentração desses íons; possui, em solução, um pH inferior a 7. Um doador de prótons. O oposto de "base".
ácido abscísico (do latim *abscissus,* cortar): Um hormônio vegetal que induz dormência em gemas, mantém a dormência das sementes e induz o fechamento de estômatos, entre outros efeitos.
ácido desoxirribonucléico (DNA): Transportador da informação genética nas células, formado por cadeias de fosfato, moléculas de açúcar (desoxirribose), bases púricas e bases pirídicas. É capaz de autoduplicar-se, bem como de determinar a síntese de RNA.
ácido indolilacético (AIA): Auxina de ocorrência natural, um tipo de hormônio vegetal.
ácido nucléico: Um ácido orgânico formado pela união de complexos nucleotídicos. Os dois tipos são o ácido desoxirribonucléico (DNA) e o ácido ribonucléico (RNA).
ácido ribonucléico (RNA): Tipo de ácido nucléico formado a partir do DNA cromossômico, envolvido na síntese de proteína. É constituído de cadeias de fosfato, moléculas de açúcar (ribose) e bases púricas e pirimídicas. O RNA é o material genético de muitos tipos de vírus.
acineto: Célula vegetativa transformada em esporo de resistência com parede espessa em certas cianobactérias.
aclimatação: Conjunto de processos físicos e fisiológicos que preparam a planta para o inverno.
acoplamento quimiosmótico: Síntese de ATP acoplada ao transporte de elétrons via gradiente eletroquímico de H^+ através de uma membrana.
actinomorfa (do grego *aktis,* raio luminoso + *morphe,* forma): Refere-se ao tipo de flor que pode ser dividida por um plano longitudinal, em duas ou mais partes iguais (em mais de um plano longitudinal). Também é chamada radialmente simétrica ou regular. *Ver* zigomorfa.
ad- (do latim *ad-,* junto a): Prefixo que significa "junto a".
adaptação (do latim *adaptare,* adaptar): Uma peculiaridade estrutural, fisiológica ou comportamental que auxilia determinado organismo a harmonizar-se com seu meio ambiente.
adaptação ao frio: Capacidade de uma planta sobreviver ao efeito do frio ou seca extrema na estação de inverno.
adenina: Base púrica, presente no DNA, RNA e em derivados de nucleotídeos, tais como ADP e ATP.
adenosina trifosfato (ATP): Nucleotídeo consistindo em adenina, uma ribose e três grupos fosfato; a maior fonte de energia disponível no metabolismo. Na hidrólise, o ATP perde um fosfato transformando-se em adenosina difosfato (ADP), liberando energia.
adesão (do latim *adhaerere,* grudar-se a): Ato de aderirem-se uns aos outros diferentes materiais ou objetos.
adnado (do latim *adnatus,* adnado): Diz-se da fusão de partes diferentes, como por exemplo estames e pétalas. *Ver também* conato.
ADP: *Ver* adenosina trifosfato.
adsorção (do latim *ad,* para, + *sorbere,* sugar): Adesão de um líquido, gás ou substância dissolvida a um sólido, resultando em um aumento de concentração da substância.
adventício (do latim *adventicius,* que não pertence propriamente a): Refere-se a uma estrutura que surge em um lugar incomum, tal como gemas em outros lugares que as axilas foliares ou raízes que crescem de caules ou folhas.
aeróbico (do grego *aer,* ar + *bios,* vida): Necessidade de oxigênio livre.
ágar: Substância gelatinosa derivada de certas algas vermelhas e usada como um agente de solidificação no preparo de meios nutritivos para o crescimento de microrganismos.
AIA: *Ver* ácido indolilacético.
alburno: Porção externa da madeira do caule ou tronco, geralmente diferenciado do cerne pela sua coloração mais clara, no qual ocorre um transporte ativo de água.
álcali (do árabe *algili,* as cinzas de um tipo de planta): Uma substância com fortes propriedades básicas.
alcalina: Pertencente às substâncias que liberam íons hidroxila (OH^-) em água, tendo um pH maior que 7.
alcalóides: Compostos contendo anéis nitrogenados, produzidos pelas plantas e que são fisiologicamente ativos nos vertebrados. Muitos alcalóides têm úm sabor amargo e outros são venenosos. Como exemplos têm-se a nicotina, a cafeína e a estricnina.
alelo (do grego *allelon,* de outro + *morphe,* forma): Uma das duas ou mais formas alternativas de um gene.
alelo dominante: Um alelo é dito dominante, com respeito a um alelo alternativo, quando o homozigoto do alelo dominante é fenotipicamente indistinguível do heterozigoto; o outro alelo é dito recessivo.
alelopatia (do grego *allelon,* de cada outro + *pathos,* sofrimento): A inibição de uma espécie vegetal por substâncias produzidas por outra planta.
aleurona (do grego *aleuron,* farinha): Material protéico, geralmente na forma de pequenos grânulos, que ocorre na camada celular mais externa do endosperma de trigo e outros grãos.

alga: Termo tradicional para uma série de grupos de organismos eucariontes, fotossintetizantes, não relacionados entre si e com órgãos reprodutores não multicelulares (exceto para as carófitas). As "algas azuis" ou cianobactérias são um dos grupos de bactérias fotossintetizantes.
alterna: Refere-se à disposição de gema ou folha onde ocorre apenas uma gema ou folha em cada nó.
alternância de gerações: Ciclo reprodutivo no qual uma fase haplóide (*n*), o gametófito, produz gametas que, após a fusão em pares para formar um zigoto, germina, produzindo uma fase diplóide (2*n*), o esporófito. Esporos produzidos por divisão meiótica pelo esporófito dão origem a novos gametófitos, completando o ciclo.
amebóide (do grego *amoibe,* mudança): Movimentação ou modo de alimentação por meio de pseudópodos (protrusões citoplasmáticas temporárias do corpo da célula).
amentilho: Inflorescência do tipo espiga com flores unissexuais, encontrada apenas em plantas lenhosas.
amido: Carboidrato complexo e insolúvel. É a principal reserva de alimento das plantas. É composto de mais de mil unidades de glicose.
amilase: Enzima que quebra o amido em unidades menores.
amiloplasto: Leucoplasto (plastídeo sem cor) que forma grãos de amido.
aminoácidos (do grego *Ammon,* referindo-se ao templo do deus do sol egípcio, próximo do qual os sais de amônio foram pela primeira vez preparados a partir de excrementos de camelo): Ácidos orgânicos contendo nitrogênio; a unidade a partir da qual as moléculas de proteínas são formadas.
amonificação: Decomposição de aminoácidos ou outros compostos orgânicos nitrogenados resultando na produção de amônia (NH_3) ou íons amônio (NH_4^+).
anabolismo [do grego *ana,* mais + *bolismo* (como em metabolismo)]: A parte construtiva do metabolismo. O total de reações químicas envolvidas na biossíntese.
anaeróbico (do grego *an,* sem + *aer,* ar + *bios,* vida): Processo que pode ocorrer sem oxigênio ou um organismo que pode viver sem oxigênio. Os estritamente anaeróbicos (anaeróbicos obrigatórios) são os que não podem viver em presença de oxigênio.
anaeróbio obrigatório: Um organismo que é metabolicamente ativo somente na ausência de oxigênio.
anáfase (do grego *ana,* longe + *phasis,* forma): Um estágio da mitose no qual as cromátides de cada cromossomo separam-se e movem-se para pólos opostos; estágios semelhantes também ocorrem na meiose, na qual as cromátides de cromossomos pareados se separam.
análogo (do grego *analogos,* proporcionado): Aplica-se a estruturas semelhantes em função, mas de origem evolutiva diferente. Como por exemplo os filódios de uma *Acacia* australiana e as folhas num carvalho.
anatomia Kranz (do alemão *Kranz,* coroa): A disposição radiada das células do mesofilo ao redor de uma camada de células grandes da bainha do feixe, formando duas camadas concêntricas em volta do feixe vascular. É encontrada tipicamente em folhas de plantas C_4.
anatomia: O estudo da estrutura interna dos organismos; a morfologia é o estudo da sua estrutura externa.
andro- (do grego *andros,* masculino): Prefixo que significa "masculino".
androceu (do grego *andros,* masculino + *oikos,* casa): 1) Verticilo floral que compreende os estames. 2) Nas hepáticas folhosas é uma protuberância que contém os anterídios.
anel de crescimento: Camada de crescimento no xilema secundário ou floema secundário, vista em secção transversal.
anelamento: Remoção de um segmento circular da casca de caules lenhosos que atinge o câmbio. É conhecido como "anel de Malpighi".
anfi- (do grego *amphi-,* com dois lados): Prefixo que significa "de dois lados", "ambos" ou de "dois tipos".
angiosperma (do grego *angion,* urna + *sperma,* semente): Literalmente, semente produzida em uma urna (carpelo). Conseqüentemente, esse grupo de plantas tem as sementes formadas dentro de um ovário desenvolvido (fruto).
ångstrom (em homenagem a A. J. Ångström, físico sueco, 1814-74): Unidade de comprimento igual a 10^{-10} metro. É abreviada Å.
ânion (do grego *anienai,* subir): Íon carregado negativamente.
anisogamia (do grego *aniso,* desigual, + *gamos,* casar): a condição de ter gametas móveis desiguais.
ansa: Nos basidiomicetos é uma conexão lateral entre células adjacentes de uma hifa dicariótica. Assegura que cada célula da hifa conterá dois núcleos diferentes.
antera (do grego *anthos,* flor): A parte do estame que contém os grãos de pólen.
anterídio: Estrutura que produz gametas masculinos e pode ser uni- ou multicelular.
anteridióforo (do grego *anthos,* flor, + *phoros,* portador): Em algumas hepáticas a haste que sustenta os anterídios.
anterior: Situado à frente.
anterozóide: Gameta masculino maduro, em geral móvel e menor que o gameta feminino.
antibiótico (do grego *anti,* contra ou em oposição + *biotikos,* pertencente à vida): Substâncias orgânicas naturais que retardam ou impedem o crescimento de organismos. Geralmente é usado para designar substâncias formadas por microrganismos que impedem o crescimento de outros microrganismos.
anticlinal: Perpendicular à superfície.
antípodas: Três (algumas vezes mais) células do saco embrionário maduro, localizadas na extremidade oposta à micrópila.
antocianina (do grego *anthos,* flor + *kyanos,* azul-escuro): Pigmento hidrossolúvel de cor vermelha, roxa ou azul encontrado no suco celular.
anual (do latim *annulus,* ano): Uma planta na qual o ciclo de vida é completado em uma única estação de crescimento.
ânulo (do latim *anus,* anel): 1) Em samambaias, uma fileira de células especializadas no esporângio. 2) Em fungos, é o vestígio do véu mais interno, formando um anel no estipe.
aparelho oosférico: A oosfera e as sinérgides localizadas no pólo micropilar do gametófito feminino (saco embrionário) das angiospermas.
apomixia (do grego *apo,* separado, longe de + *mixis,* mesclar): Reprodução sem meiose ou fecundação; reprodução vegetativa.
apoplasto (do grego *apo,* separado, longe de + *plastos,* moldado): A continuidade da parede celular com a planta ou órgão vegetal. O movimento de substâncias através das paredes celulares é denominado movimento ou transporte apoplástico.
apotécio (do grego *apotheke,* depósito): Ascoma aberto, em forma de xícara ou de pires.
apressório: 1) Porção basal de uma alga multicelular que a mantém presa a um objeto sólido. Pode ser constituído de apenas uma célula ou de uma massa de tecidos. 2) Estruturas em forma de taça nos ápices de algumas gavinhas, por meio das quais elas se prendem.
aquênio: Fruto seco indeiscente, simples, contendo apenas uma semente, cujo tegumento não fica aderido ao pericarpo.
arbusto: Planta lenhosa perene, de estatura relativamente baixa, tipicamente com muitos ramos partindo do solo ou próximo a este.
arqui-, arqueo- (do grego *arche, archos,* início): Prefixo que significa "o primeiro", "o principal", "o mais antigo".
área crivada: A porção da parede do elemento crivado que contém aglomerados de poros, através dos quais os protoplastos de elementos crivados adjacentes estão interconectados.
arilo (do latim *arillus,* uva, semente): Revestimento acessório da semente, freqüentemente formado por uma proliferação de células na base do óvulo e, geralmente, de cor forte. O arilo pode ajudar na dispersão por atrair animais que o comem e, neste processo, carregam a semente para longe da planta-mãe.
arquegônio: Órgão multicelular no qual é produzido apenas um óvulo. É encontrado em briófitas e em algumas plantas vasculares.
arquegonióforo (do grego *archegonos,* o primeiro de uma raça + *phoros,* portador): Em algumas hepáticas, a haste que sustenta os arquegônios.
artefato (do latim *ars,* arte + *facere,* produzir): Algo produzido em função de um fator externo, especialmente humano, e que não ocorre na natureza.
árvore: Planta lenhosa perene, geralmente com um único eixo caulinar (tronco).
asco: Célula especializada característica dos ascomicetos dentro da qual dois núcleos haplóides se fundem produzindo um zigoto, que imediatamente se divide por meiose; na maturidade os ascos contêm os ascósporos.

ascogônio: Oogônio ou gametângio feminino dos ascomicetos.
ascoma: Estrutura multicelular dos ascomicetos, contendo células especializadas chamadas ascos, dentro das quais ocorre a fusão nuclear e meiose. Ascomas podem ser abertos ou fechados.
ascosporo: Esporo produzido dentro de um asco, originário de cariogamia e meiose; encontrado em ascomicetos.
asseptado (do grego *a,* não + latim *septum,* barreira): Não septado, sem paredes transversais.
átomo (do grego *atomos,* indivisível): A menor unidade até a qual um elemento químico pode ser dividido e ainda assim reter as suas propriedades características.
ATP sintase: Um complexo enzimático que forma ATP a partir de ADP e fosfato durante a fosforilação oxidativa na membrana interna da mitocôndria.
ATP: *Ver* adenosina trifosfato.
auto- (do grego *autos,* o próprio, o mesmo): Prefixo que significa "o mesmo", "em si mesmo".
autoécio (do grego *autos,* o próprio + *oikia,* casa, moradia): Diz-se de alguns fungos do tipo ferrugem quando completam o seu ciclo de vida numa mesma espécie de planta hospedeira.
auto-radiografia: Fotografia obtida a partir da ação de uma substância radioativa atuando sobre uma emulsão fotográfica.
autotrófico (do grego *autos,* o próprio + *trophos,* alimentar-se): Organismo que é capaz de sintetizar as substâncias nutritivas por ele requeridas a partir de substâncias inorgânicas obtidas do seu ambiente. *Ver também* heterotrófico.
auxina (do grego *auxein,* crescer): Substância reguladora do crescimento da planta; controla o alongamento celular, entre outros efeitos.
axila (do grego *axilla,* axila): O ângulo superior entre um broto ou folha e o caule do qual se desenvolvem.
axilar: Termo aplicado a gemas ou ramos que ocorrem na axila de uma folha.

bacilo (do latim *baculum,* bastão): Bactéria em forma de bastão.
bactéria lisogênica: Bactéria que contém vírus (fagos), que eventualmente se libertam do cromossomo bacteriano e dão início a um ciclo ativo de infecção, causando lise em seu hospedeiro bacteriano.
bactéria: Organismo procarionte.
bactérias fixadoras de nitrogênio: Bactérias do solo que convertem o nitrogênio atmosférico em compostos nitrogenados.
bacteriófago (do grego *bakterion,* bastãozinho + *phagein,* comer): Vírus que parasita células bacterianas.
baga: Fruto simples carnoso, formado pela parede carnosa do ovário com um ou mais carpelos, contendo sementes. Exemplos são os frutos das uvas, tomates e bananas.
bainha: 1) Base de uma folha que envolve o caule, como nas gramíneas. 2) Camada de tecido ao redor de outro tecido, tal como a bainha do feixe vascular.
bainha do feixe: Camada ou camadas de células que circundam um feixe vascular. Pode constituir-se de células parenquimáticas ou esclerenquimáticas, ou ambas. As bainhas dos feixes apresentam características especiais nas plantas C_4.
banda pré-prófase: Banda anelar de microtúbulos, encontrada logo abaixo da membrana plasmática, que delimita o plano equatorial do futuro fuso mitótico de uma célula que se prepara para dividir-se.
base: Uma substância que se dissocia na água, causando um decréscimo na concentração de íons H^+, freqüentemente liberando íons OH^-; as bases têm, em solução, um pH maior que 7. O oposto de "ácido".
base nitrogenada: Uma molécula contendo nitrogênio possuindo propriedades básicas (tendência a adquirir um átomo H); base púrica ou pirimídica; uma das unidades formadoras dos ácidos nucléicos.
base pirimídica: A menor dos dois tipos de bases dos nucleotídeos encontradas no DNA e RNA. Uma base nitrogenada com uma estrutura de anel simples, tal como na citosina, na timina ou na uracila.
base púrica: A maior dos dois tipos de bases de nucleotídeos encontradas no DNA e RNA. Uma base nitrogenada com uma estrutura de duplo anel, tal como na adenina ou na guanina.
basídio: Célula reprodutora especializada dos basidiomicetos, freqüentemente clavada, na qual ocorrem fusão nuclear e meiose.
basidioma: Estrutura multicelular, característica dos basidiomicetos, dentro da qual se formam os basídios.
basidiósporo: Esporo dos basidiomicetos, produzidos internamente e completando seu desenvolvimento fora do basídio; originário de cariogamia e meiose.
bi- (do latim *bis,* dois, dobro): Prefixo que significa "dois", "duas vezes" ou "tendo dois pontos".
bienal: Uma planta que normalmente requer duas estações de crescimento para completar seu ciclo de vida, florescendo e frutificando no seu segundo ano.
bioma: Um complexo de comunidades terrestres com uma extensão muito ampla, caracterizada pelo seu clima e solo; a maior unidade ecológica.
biomassa: O peso seco total de todos os organismos em uma determinada população, amostra ou área.
biosfera: A zona de ar, terra e água na superfície da Terra que é ocupada por organismos.
biotecnologia: Aplicação prática dos avanços da pesquisa sobre hormônios e bioquímica do DNA na manipulação genética de plantas e outros organismos.
biótico: Relativo à vida.
bivalente (do latim *bis,* duplo + *valere,* ser forte): Um par de cromossomos homólogos que sofreu sinapse.
bombas: Proteínas transportadoras acionadas por energia química (ATP) ou luminosa. Nas células vegetais ou células de fungos, são tipicamente bombas de prótons.
bráctea: Estrutura foliar modificada, geralmente reduzida.
briófitas: Os membros da divisão de plantas não-vasculares; os musgos, antóceros e hepáticas.
broto chupão ou ladrão: Ramo produzido pelas raízes de algumas plantas e que dá origem a novas plantas. Ramos eretos que ocorrem na base de caules.
bulbo: Caule pequeno, com crescimento subterrâneo, recoberto pelas bases alargadas e espessadas das folhas, onde o alimento é armazenado.

cadeia alimentar, teia alimentar: Uma cadeia de organismos existente em comunidade natural, tal que cada elo na cadeia alimenta-se do elo que está abaixo e é devorado pelo que está acima. Raramente há mais de seis elos numa cadeia, com os organismos autótrofos na base e os grandes carnívoros no ápice.
calaza (do grego *chalaza,* pequeno tubérculo): A região de um óvulo ou semente onde o funículo une-se com os tegumentos e o nucelo.
cálice (do grego *kalyx,* casca, xícara): Termo coletivo para o conjunto das sépalas, o verticilo floral mais externo.
caliptra (do grego *kalyptra,* cobrindo o topo): Capuz ou boné que cobre parcial ou totalmente a cápsula de algumas espécies de musgos; é formado pela expansão da parede arquegonial.
calo (do latim *callus,* pele endurecida): Tecido não-diferenciado; um termo usado em cultura de tecidos, em enxertia e em cicatriz de lesão.
caloria (do latim *calor,* calor): Quantidade de energia na forma de calor necessária para alterar de 1°C a temperatura de 1 grama de água. Na execução de medidas metabólicas geralmente se usa a quilocaloria (kcal) ou Caloria, a quantidade de calor necessária para alterar de 1°C a temperatura de um quilograma de água.
calose: Carboidrato complexo ramificado que é um constituinte comum da parede, presente nas áreas crivadas dos elementos crivados; pode formar-se em reação a ferimento dos elementos crivados e células de parênquima.
CAM: *Ver* metabolismo ácido das crassuláceas.
camada de crescimento anual: Na madeira, uma camada de crescimento formada durante um ano. *Ver também* camada de crescimento.
camada de crescimento: Uma camada de crescimento no xilema secundário ou floema secundário. *Ver também* camada de crescimento anual.

câmbio (do latim *cambiare,* trocar): Meristema lateral que dá origem a fileiras paralelas de células. Comumente é aplicado ao câmbio vascular e ao câmbio da casca ou felogênio.
câmbio da casca ou **felogênio:** Meristema lateral que forma a periderme, produzindo o súber (felema) em direção à superfície (para fora) da planta e feloderma (para dentro); comum em caules e raízes de gimnospermas e dicotiledôneas.
câmbio fascicular: O câmbio vascular que se origina no interior do feixe vascular, ou fascículo.
câmbio interfascicular: Câmbio vascular que surge entre os feixes vasculares, originado a partir do parênquima interfascicular.
câmbio vascular: Uma bainha cilíndrica de células meristemáticas, cujas divisões produzem floema e xilema secundários.
campo de pontoação primária: Área mais delgada na parede celular primária através da qual passam os plasmodesmas, embora esses também possam ocorrer em outros locais da parede.
canais protéicos: São proteínas transportadoras que formam poros preenchidos por água que atravessam as membranas celulares. Quando abertos, os canais protéicos permitem a passagem de solutos específicos através deles.
canal resinífero: Espaço intercelular, em forma de canal, envolvido por células secretoras de resina (células epiteliais) e contendo resina. Também é chamado ducto resinífero.
capacidade de campo: Percentual de água que cada tipo de solo retém contra a ação da gravidade.
capsídeo: Envoltório de proteína de uma partícula viral.
cápsula: 1) Em angiospermas é um fruto seco, deiscente, que se desenvolve de dois ou mais carpelos. 2) Camada viscosa ao redor das células de certas bactérias. 3) O esporângio das briófitas.
carboidrato (do latim *carbo,* borralho + *hydro,* água): Um composto orgânico consistindo em uma cadeia de átomos de carbono nos quais o hidrogênio e o oxigênio estão ligados na proporção de 2:1. Exemplos são os açúcares, amido, glicogênio e celulose.
cariogamia (do grego *karyon,* miolo, caroço + *gamos,* casar): União de dois núcleos após a plasmogamia. Em fungos a cariogamia ocorre no momento da reprodução sexuada.
cariopse (do grego *karyon,* noz + *opsis,* aparência): Fruto seco indeiscente, simples, com uma semente e cujo pericarpo está firmemente aderido ao redor de todo o tegumento da semente. Grão característico das gramíneas (família Poaceae).
carnívoros: Que se alimentam de animais, em oposição aos que se alimentam de plantas (herbívoros). Também se refere a plantas capazes de utilizar proteínas obtidas a partir de animais capturados, principalmente insetos.
caroteno (do latim *carota,* cenoura): Um pigmento amarelo ou laranja pertencente ao grupo carotenóide.
carotenóides: Classe de pigmentos lipossolúveis que inclui os carotenos (pigmentos amarelos ou alaranjados) e as xantofilas (pigmentos amarelos), encontrados em cloroplastos e cromoplastos das plantas. Os carotenóides atuam com pigmentos acessórios na fotossíntese.
carpelada: Termo que indica uma flor díclina com um ou mais carpelos (sem estames funcionais). Também é chamada pistilada.
carpelo (do grego *karpos,* fruto): Um dos constituintes do gineceu ou verticilo floral mais interno. Cada carpelo encerra um ou mais óvulos. Um ou mais carpelos compõem o gineceu.
carpogônio (do grego *karpos,* fruto + *gonos,* descendência): Em algas vermelhas, o gametângio feminino.
carposporângio (do grego *karpos,* fruto + *spora,* semente + *angeion,* urna): Em algas vermelhas, a célula que contém o carpósporo.
carpósporo: Em algas vermelhas, o único protoplasto diplóide encontrado dentro de um carposporângio.
carregadoras: Proteínas transportadoras que se ligam a solutos específicos, sofrendo mudanças conformacionais, com a função de transportar estes solutos através da membrana.
carregamento de floema: O processo pelo qual substâncias (açúcares primários) são carreadas ativamente para dentro dos tubos crivados.
casca: Termo não-técnico aplicado a todos os tecidos localizados externamente ao câmbio vascular em caules lenhosos; *ver também* casca externa e casca interna.
casca externa: Em árvores mais velhas, corresponde à porção morta da casca. É também chamada ritidoma.
casca interna: Em árvores mais velhas, corresponde à porção viva da casca. Porção situada mais internamente à periderme.
catabolismo (do grego *katabole,* destruir): Conjunto de reações químicas que resulta na quebra de moléculas complexas e na liberação de energia.
catalisador (do grego *katalysis,* dissolução): Substância que acelera a taxa de reação química, mas não é consumida na reação. As enzimas são catalisadores.
cátion (do grego *katienai,* descer): Um íon carregado positivamente.
caule: A parte do eixo das plantas vasculares que está acima do solo, bem como as porções anatomicamente similares que ficam abaixo do solo, tais como rizomas e cormos.
cDNA: *Ver* DNAc.
célula (do latim *cella,* pequeno compartimento): A unidade estrutural dos organismos. Em plantas a célula consiste em parede celular e protoplasto.
célula androgonial: A célula do gametófito masculino ou grão de pólen, de gimnospermas, que se divide mitoticamente para formar dois anterozóides.
célula albuminosa: Células do parênquima axial e de determinado raio do floema das gimnospermas que são intimamente associadas morfológica e fisiologicamente com as células crivadas.
célula anexa: *Ver* célula subsidiária.
célula buliforme: Célula epidérmica grande, disposta em fileiras longitudinais junto a outras células semelhantes a ela, presente nas folhas de gramíneas; também chamada de célula motora. Acredita-se que está envolvida no mecanismo de enrolamento e desenrolamento das folhas.
célula companheira: Célula parenquimática especializada e associada com um elemento de tubo crivado do floema das angiospermas; origina-se da mesma célula-mãe do elemento de tubo crivado.
célula crivada: Elemento crivado longo e delgado, com áreas crivadas relativamente pouco especializadas e com paredes terminais afiladas, desprovidas de tais placas. É encontrada no floema das gimnospermas e plantas vasculares sem sementes.
célula de colênquima: Célula viva alongada, com espessamento irregular da parede primária.
célula de esclerênquima: Célula de tamanho e forma variados com paredes secundárias lignificadas, mais ou menos espessas; pode ser ou não viva na maturidade; inclui fibra e esclereíde.
célula de parênquima: Célula viva, geralmente de parede delgada, com tamanho e forma variados. É o tipo mais abundante de célula nas plantas.
célula de passagem: Células endodérmicas de raiz que permanecem com paredes delgadas e com estrias de Caspary, enquanto as outras células endodérmicas próximas a ela desenvolvem paredes secundárias espessas.
célula de transferência: Célula especializada do parênquima com a parede com invaginações que aumentam a superfície da membrana plasmática. Aparentemente atua no transporte de solutos a curta distância.
célula do corpo: Célula vegetativa ou somática. *Ver também* célula espermatogênica.
célula do pé: *Ver* célula estéril.
célula do tubo: Em gametófitos masculinos ou grãos de pólen das plantas com sementes, é a célula que se desenvolve no tubo polínico.
célula estéril: Uma ou duas células produzidas pela divisão da célula geradora nos grãos de pólen em desenvolvimento das gimnospermas. Não é um gameta e eventualmente degenera-se.
célula geradora: 1) Em muitas gimnospermas, é a célula do gametófito masculino que se divide para formar a célula estéril e a espermatogênica. 2) Em angiospermas é a célula do gametófito masculino que se divide para formar os dois gametas masculinos.
célula-mãe de esporo: Célula diplóide ($2n$), que sofre meiose e produz (em geral) quatro células haplóides (esporos) ou quatro núcleos haplóides.
célula subsidiária: Célula epidérmica morfologicamente distinta das demais e associada com um par de células-guarda. É também chamada de célula acessória ou anexa.
célula-mãe de grão de pólen: *Ver* célula-mãe de micrósporo.
célula-mãe de megásporo: Célula diplóide na qual a meiose ocorrerá, resultando na produção de quatro megásporos. Também chamada megasporócito.

célula-mãe de micrósporo: Célula na qual a meiose ocorrerá, resultando em quatro micrósporos. Nas plantas com sementes é freqüentemente chamada célula-mãe do grão de pólen. Também é chamada microsporócito.
célula protalar (do grego *pro,* antes + *thallos,* broto verde): Célula ou células estéreis encontradas nos gametófitos masculinos (microgametófitos) de plantas vasculares não-angiospérmicas. Acredita-se que são vestígios do tecido vegetativo do gametófito masculino.
células-guarda: Par de células epidérmicas especializadas que circundam um poro, ou estômato. Mudanças no turgor do par de células-guarda causam abertura e fechamento do poro.
células somáticas (do grego *soma,* corpo): Todas as células de um organismo, excetuando-se os gametas e as células a partir das quais os gametas se desenvolvem.
células-mães centrais: Células com vacúolos relativamente grandes, localizadas abaixo das camadas superficiais do meristema apical do caule.
celulase: Enzima que hidrolisa celulose.
celulose: O principal componente da parede celular nas plantas e de alguns protistas. Carboidrato insolúvel e complexo, formado por microfibrilas de moléculas de glicose unidas ponta a ponta.
cenocítico (do grego *koinos,* partilhar em comum + *kytos,* vaso oco): Termo usado para descrever um organismo, ou parte deste, que é multinucleado. Os núcleos não são separados por paredes ou membranas. Também chamado sifonáceo ou sincicial.
centríolo (do grego *kentron,* centro + latim *olus,* pequeno): Organela citoplasmática encontrada externamente à carioteca e estruturalmente idêntica ao corpo basal. Os centríolos geralmente são encontrados nas células de muitos eucariontes, exceto os fungos, algas vermelhas e células de plantas superiores. Os centríolos se dividem e organizam as fibras do fuso durante a mitose e meiose.
centro de reação: A molécula de clorofila de um fotossistema capaz de usar energia na reação fotoquímica.
centro quiescente: A região de iniciais relativamente inativas no meristema apical de uma raiz.
centrômero (do grego *kentron,* centro + *meros,* uma parte): Região de constrição do cromossomo que mantém as cromátides-irmãs juntas.
cerne: Lenho não-funcional e comumente de coloração escura, no qual não ocorre transporte de água. Está envolvido pelo alburno.
cicatriz de feixe: Cicatriz ou marca deixada na cicatriz foliar pela quebra dos feixes vasculares no momento da queda das folhas ou abscisão.
cicatriz foliar: Cicatriz deixada em um ramo quando a folha cai.
ciclo das pentoses fosfato: A via de oxidação da glicose 6-fosfato para produzir pentoses fosfato.
ciclo de Calvin: Série de reações de fotossíntese mediadas por enzimas durante as quais o dióxido de carbono é reduzido a gliceraldeído 3-fosfato e o aceptor do dióxido de carbono, ribulose 1,5-bisfosfato, é regenerado. Cada seis moléculas de dióxido de carbono que entram no ciclo resultam num ganho líquido de duas moléculas de gliceraldeído 3-fosfato.
ciclo de Krebs: Seqüência de reações que resulta na oxidação de ácido pirúvico a átomos de hidrogênio, elétrons e dióxido de carbono. Os elétrons são transferidos para moléculas carregadoras e destas para o processo de oxidação terminal e oxidação fosforilativa. Também chamado de ciclo do ácido tricarboxílico ou ciclo ATC.
ciclo de vida: Toda a seqüência de fases no crescimento e desenvolvimento de qualquer organismo, desde o tempo de formação do zigoto até a formação dos gametas.
ciclo do ácido tricarboxílico ou ciclo ATC: *Ver* ciclo de Krebs.
ciclo do carbono: Circulação e utilização dos átomos de carbono em todo o planeta.
ciclo do glioxilato: Uma variante do ciclo de Krebs, presente em bactérias e algumas células vegetais. Converte acetato em succinato, podendo, eventualmente, formar novo carboidrato.
ciclo parassexual: Característica de certos fungos que exibem fusão e segregação de núcleos haplóides heterocarióticos para produzir núcleos recombinantes. Recombinação mitótica.
ciclose (do grego *kyklosis,* circulação): O movimento do citoplasma dentro da célula.
cílio (do latim *cilium,* cílio): Flagelos curtos, parecidos com fio de cabelo, geralmente numerosos e dispostos em fileiras.
cinetina (do grego *kinetikos,* que causa movimento): Substância derivada da purina que, provavelmente, não ocorre na natureza mas atua como uma citocinina nas plantas.
cinetócoro (do grego *kinetikos,* colocando em movimento + *chorus,* coro): Complexos enzimáticos especializados, os quais desenvolvem-se em cada centrômero e nos quais as fibras do fuso se ligam no decurso da mitose e da meiose.
cisterna (do latim *cisterna,* um reservatório): Porção achatada ou parecida com saco do retículo endoplasmático ou um dictiossomo (corpúsculo de Golgi).
-cito, cito- (do grego *kytos,* cavidade de vasilhame): Sufixo ou prefixo que significa "pertencente à célula".
citocinese (do grego *kytos,* vaso + *kinesis,* deslocamento): Divisão do citoplasma de uma célula após a divisão nuclear.
citocininas (do grego *kytos,* cavidade de vaso, + *kinesis,* movimento): Uma classe de hormônios vegetais que promove a divisão celular, entre outros efeitos.
citocromo (do grego *kytos,* compartimento, + *chroma,* cor): Hemeproteínas que servem como carregadores de elétrons na fotossíntese e na respiração.
citoesqueleto: A "rede" flexível que ocorre dentro das células, constituída de microtúbulos e microfilamentos ou por filamentos de actina.
citologia: Estudo da estrutura da célula e suas funções.
citoplasma: A matéria viva de uma célula, excluindo-se o núcleo. Também chamada de protoplasma.
citosina: Uma das quatro bases pirimídicas encontradas nos ácidos nucléicos DNA e RNA.
cladística: Sistema de classificação de organismos, seguindo uma análise de seus aspectos primitivos e derivados, de tal maneira que suas relações filogenéticas fiquem melhor refletidas.
cladófilo (do grego *klados,* caule, + *phyllon,* folha): Ramo com aspecto de lâmina foliar.
classe: A categoria taxonômica entre divisão e ordem. Uma classe contém uma ou mais ordens e pertence a uma divisão particular.
cleistotécio (do grego *kleistos,* fechado + *thekion,* pequeno receptáculo): Ascoma esférico e fechado.
cline: Uma série gradual de diferenças em algumas características dentro de determinada espécie, freqüentemente correlacionada com mudança gradual no clima ou outro fator geográfico.
clonagem: Produção de uma linhagem celular ou de toda uma cultura na qual os membros são caracterizados por uma seqüência específica de DNA. Um elemento-chave na engenharia genética.
clone (do grego *klon,* gêmeo): Uma população de células ou indivíduos derivados por divisão assexuada a partir de uma célula ou indivíduo; um dos membros de tal população.
clorênquima: Células parenquimáticas que contêm cloroplastos.
cloro- (do grego *chloros,* verde): Prefixo que significa "verde".
clorofila (do grego *chloros,* verde + *phyllon,* folha): Pigmento verde de células vegetais, o qual é receptor de energia luminosa na fotossíntese; também encontrado em algas e bactérias fotossintetizantes.
cloroplasto: Plastídeo no qual estão contidas clorofilas; sítio da fotossíntese. Os cloroplastos podem ocorrer em plantas e algas.
clorose: Perda ou pouca formação de clorofila.
coalescência (do latim *coalescere,* concrescer): A união de partes florais do mesmo verticilo, como no caso de pétalas unidas entre si.
coco (do grego *kokkos,* grão): Bactéria esférica.
código genético: Sistema de seqüências de nucleotídeos em trincas (códons) no DNA e no RNA, as quais ditam a seqüência de aminoácidos em proteínas. Exceto para os sinais de parada, cada códon especifica um dos 20 aminoácidos.
códon: Seqüência de três nucleotídeos adjacentes numa molécula de DNA ou RNAm que constituem um código para um único aminoácido ou para a terminação de uma cadeia polipeptídica.
coenzima: Uma molécula orgânica ou cofator orgânico não-protéico que desempenha o papel acessório nos processos catalisados por enzimas. Freqüentemente atuam como doadores ou aceptores de elétrons. NAD^+ ou FAD são as coenzimas mais comuns.
coesão (do latim *cohaerrere,* manter unido): Atração mútua entre moléculas de uma mesma substância.

cofator: Um ou mais componentes não-protéicos necessários a enzimas para o seu funcionamento; muitos cofatores são íons metálicos, enquanto outros são chamados coenzimas.
coifa: Massa de células semelhante a um dedal que cobre e protege o ápice de uma raiz em crescimento.
colênquima (do grego *kolla,* cola): Tecido de sustentação composto por células de colênquima; geralmente encontrado em regiões de crescimento primário nos caules e em algumas folhas.
coleoptile (do grego *koleos,* bainha + *ptilon,* pena): A bainha que envolve o meristema apical e os primórdios foliares do embrião das gramíneas; geralmente interpretado como a primeira folha.
coleorriza (do grego *koleos,* bainha + *rhiza,* raiz): A bainha que envolve a radícula no embrião das gramíneas.
colóide: Suspensão permanente de partículas finas.
combustíveis fósseis: Restos alterados de organismos que morreram e que são queimados para gerar energia; petróleo, gás e carvão.
competição: Interação entre os membros da mesma população ou de duas ou mais populações para obter recursos de que ambas necessitam e que se encontram em limitada disponibilidade.
composto: Uma combinação de átomos numa proporção definida, mantidos em conjunto por ligações químicas.
comunidade clímax: O estágio final numa série baseada em sucessões; sua natureza é determinada principalmente pelo clima e solo da região.
comunidade: Todos os organismos que habitam um mesmo ambiente e interagem uns com os outros.
conato: Diz-se de partes semelhantes que são unidas ou fundidas, como as pétalas fundidas num tubo de corola. *Ver também* adnado.
cone: *Ver* estróbilo.
conídio (do grego *konis,* poeira): Esporo assexuado de fungo não contido dentro de esporângio; pode ser produzido isoladamente ou em cadeia; a maioria dos conídios é multinucleada.
conidióforo: Hifa na qual um ou mais conídios são produzidos.
conífera: Árvore portadora de cones. Termo aplicado à madeira de árvores de gimnospermas.
conjugação: Fusão temporária de pares de bactérias, protozoários e certas algas e fungos durante a qual é transferido material genético entre os dois indivíduos.
consumidor: Em ecologia, um organismo que obtém seu alimento a partir de outro organismo.
cormo: Caule subterrâneo espessado, verticalmente posicionado, no qual se acumulam reservas, geralmente na forma de amido.
corola (do latim *corona,* coroa): Termo coletivo para o conjunto das pétalas. Geralmente é o verticilo mais evidente e colorido das flores.
corpo primário da planta: Parte do corpo da planta que se origina dos meristemas apicais e de seus tecidos meristemáticos derivados. Composto inteiramente de tecido primário.
corpo prolamelar: Corpo semicristalino encontrado em plastídeos cujo desenvolvimento foi bloqueado pela ausência de luz.
corpo secundário da planta: Parte do corpo da planta produzido pelo câmbio vascular e câmbio da casca (felogênio). Consiste em xilema e floema secundários e periderme.
corpúsculo basal (cinetossomo): Organela citoplasmática auto-reprodutora, de formato cilíndrico, da qual se originam cílios e flagelos. Estrutura idêntica ao centríolo, o qual está envolvido na mitose e meiose na maioria dos animais e protistas.
corpúsculo de Golgi: *Ver* dictiossomo.
corte paradérmico (do grego *para,* ao lado de + *derma,* pele): Corte feito paralelamente à superfície de uma estrutura achatada, como por exemplo uma folha.
corte radial: Corte longitudinal paralelo ao raio de um corpo cilíndrico, tal como uma raiz ou caule. No caso de xilema secundário (lenho) e floema secundário, é paralelo aos raios parenquimáticos.
corte tangencial: Corte longitudinal em ângulos retos com os raios de uma estrutura cilíndrica, tal como uma raiz ou um caule. No caso do xilema (lenho) e floema secundários, o corte está em ângulo reto com os raios.
corte transversal: Corte perpendicular ou em ângulo reto com o eixo longitudinal de uma parte da planta.
córtex: Região do caule ou da raiz constituída de tecido fundamental, delimitada externamente pela epiderme e internamente pelo sistema vascular; região de tecido primário.
cotilédone (do grego *kotyledon,* em formato de xícara e oco): Folha de embrião. Geralmente acumula reservas nas dicotiledôneas e absorve reservas nas monocotiledôneas.
cotransporte: Transporte através de membranas no qual a transferência de um soluto depende da transferência simultânea ou seqüencial de um segundo soluto.
crescimento determinado: Crescimento de duração limitada, característico de meristemas florais e de folhas.
crescimento indeterminado: Crescimento não restrito ou ilimitado, como um meristema apical vegetativo, que produz novos órgãos laterais.
crescimento primário: Nas plantas, crescimento que se origina no meristema apical dos eixos caulinares e radiculares, em contraste com o crescimento secundário.
crescimento secundário: Em plantas, o crescimento derivado de meristemas secundários ou laterais, os câmbios vascular e da casca. O crescimento secundário resulta em um aumento de espessura, em contraste com o crescimento primário, que resulta em aumento de comprimento.
criptógamas: Termo antigo que engloba todos os organismos exceto as plantas com sementes (fanerógamas), animais e protistas heterotróficos.
crisolaminarina: Substância de reserva das Chrysophyta, Bacillariophyta e Prymnesiophyta.
cristas mitocondriais: As dobras da membrana mitocondrial interna, a qual forma uma série de reentrâncias e saliências contendo as cadeias de transportadores de elétrons envolvidas na formação de ATP.
croma- (do grego *chroma,* cor): Prefixo que significa "cor".
cromátide (do grego *chroma,* cor, + latim *-id,* filhas de): Um dos dois filamentos-filhos de um cromossomo duplicado, reunidos pelo centrômero.
cromatina: O complexo de DNA e proteínas que cora intensamente e forma os cromossomos eucarióticos.
cromatóforo (do grego *chroma,* cor + *phorus,* portador): Em algumas bactérias, uma vesícula isolada, delimitada por uma única membrana e contendo pigmentos fotossintetizantes.
cromoplasto: Plastídeo que contém pigmentos diferentes da clorofila, geralmente carotenóides amarelos e laranja.
cromossomo (do grego *chroma,* cor, + *soma,* corpo): A estrutura que carrega os genes. Cromossomos eucarióticos são visualizados como fios ou bastões de cromatina, os quais aparecem, na forma contraída, durante a mitose e a meiose e situam-se dentro de um núcleo; os cromossomos bacterianos consistem apenas em um círculo fechado de DNA.
cromossomos homólogos: Cromossomos que se associam aos pares no primeiro estágio da meiose, sendo que cada um dos membros do par deriva de um ancestral diferente. Cromossomos homólogos podem ser também chamados simplesmente de homólogos.
***crossing-over*:** A troca de segmentos correspondentes, contendo material genético, entre cromátides de cromossomos homólogos durante a meiose.
cruzamento: Polinização cruzada entre indivíduos da mesma espécie.
cruzamento-teste: O cruzamento de um dominante com um homozigoto recessivo. É usado para determinar se o dominante é homozigoto ou heterozigoto.
cultivar: Uma variedade encontrada somente em plantas cultivadas.
cultura de tecidos: Uma técnica para manutenção de fragmentos de tecidos de plantas ou tecidos de animais vivos em um meio após serem removidos do organismo.
curso solar: A capacidade de certas folhas e flores de muitas plantas de se movimentarem durante o dia orientando-se perpendicular ou paralelamente à direção dos raios solares. Também chamado de heliotropismo.
cutícula: Camada lipídica ou com cera na parede externa das células epidérmicas. É formada por cutina e cera.
cutina (do latim *cutis,* pele): Substância lipídica depositada em paredes celulares de muitas plantas e na superfície da parede externa das células epidérmicas, onde forma uma camada conhecida como cutícula.

de-, des- (do latim *de-*, para longe, saída, para baixo): Prefixo significando "para longe", "saída", "para baixo"; por exemplo, desidratação significa perda (saída) de água.
decídua (do latim *decidere,* cair): A eliminação de folhas em certas estações.
decompositores: Organismos (bactérias, fungos protistas heterótrofos) em um ecossistema que decompõem a matéria orgânica em moléculas menores, que são então recicladas.
deiscência (do latim *de,* fora + *hiscere,* abrir em fenda): A abertura de uma antera, fruto ou outra estrutura que permite a eliminação de unidades reprodutivas contidas neles.
desmotúbulo (do grego *desmos,* ligar + latim *tubulus,* tubinho): Túbulo que atravessa um canal plasmodésmico e estabelece a ligação do retículo endoplasmático de duas células adjacentes.
desnitrificação: Conversão de nitrato em nitrogênio gasoso; processo realizado por alguns gêneros de bactérias de vida livre do solo.
desoxirribose (do latim *desoxi,* perda de oxigênio + *ribose,* um tipo de açúcar): Açúcar de cinco carbonos com um átomo de oxigênio a menos em relação à ribose; um componente do ácido desoxirribonucléico.
deutério: Hidrogênio pesado. Átomo de hidrogênio cujo núcleo contém um próton e um nêutron. (O núcleo da maioria dos átomos de hidrogênio é constituído de apenas um próton).
dicário (do grego *di,* dois + *karyon,* miolo, caroço): Em fungos, micélio com núcleos pareados, geralmente derivados de parentais diferentes.
dicariótico: Termo aplicado para se referir aos fungos que possuem um par de núcleos dentro das células.
dicotiledônea: Uma das duas classes de angiospermas, as dicotiledôneas, que se caracterizam por ter dois cotilédones, folhas com venação reticulada e partes florais em múltiplos de quatro ou cinco.
dicotomia: Divisão ou bifurcação de um eixo em dois ramos.
dictiossomo: Em eucariontes, um grupo de sacos achatados ou em forma de disco que freqüentemente se ramificam em túbulos nas suas margens. Atuam como centros coletores e armazenadores para a célula e estão associados com atividades secretoras. Também chamados corpúsculos de Golgi. O termo "complexo de Golgi" é usado para se referir coletivamente a todos os dictiossomos ou corpúsculos de Golgi existentes numa célula.
diferenciação: Processo de desenvolvimento pelo qual as células tornam-se especializadas de forma progressiva. A especialização de células e tecidos para desempenhar funções específicas durante o desenvolvimento.
difusão (do latim *diffundere,* derramar): Movimento livre de partículas suspensas ou dissolvidas de uma região mais concentrada para uma região menos concentrada. Este processo é conseqüência do movimento individual e aleatório das moléculas e tende a distribuir tais partículas uniformemente no meio.
difusão facilitada: Transporte passivo que ocorre através de um carreador protéico.
digestão: Conversão de substâncias alimentares complexas e geralmente insolúveis em formas mais simples e geralmente solúveis através de ação enzimática.
dimorfismo (do grego *di,* dois + *morphe,* forma): A condição de possuir duas formas distintas, tais como folhas estéreis e férteis em samambaias, ou ramos estéreis e férteis em cavalinhas.
dióico (do grego *di,* dois + *oikos,* casa): Unissexual, que tem os elementos masculinos e femininos (ou estames e óvulos) em indivíduos diferentes da mesma espécie.
diplóide: Possuindo dois complementos cromossômicos; o número cromossômico $2n$ (diplóide) é característico da geração esporofítica.
dissacarídeo: Carboidrato formado por duas moléculas de açúcares simples ligadas por uma ligação covalente; a sacarose é um exemplo.
distal: Situado a distância ou longe do ponto de referência (geralmente a parte mais importante do corpo). Oposto de proximal.
divisão celular: A divisão de uma célula e seu conteúdo em duas partes aproximadamente iguais.
divisão: Um dos maiores grupos usados por botânicos na classificação dos organismos. O equivalente a filo em animais e protistas heterotróficos. Os reinos estão divididos em divisões (filos).
DNA: *Ver* ácido desoxirribonucléico.
DNA complementar (DNAc): Molécula de DNA de fita simples que foi sintetizada a partir de um RNAm produzido por transcrição reversa.
DNA recombinante: DNA formado naturalmente ou em laboratório pela união de segmentos de DNA de diferentes fontes.
DNA satélite: Uma pequena seqüência de nucleotídeos repetida em série ("tandem") milhares de vezes. Essa região do cromossomo tem uma composição de bases distinta e não é transcrita.
DNAc: *Ver* DNA complementar.
dominância apical: Influência exercida por uma gema terminal suprimindo o crescimento das gemas laterais.
dormência (do latim *dormire,* dormir): Condição especial de inibição do crescimento na qual a planta ou partes da planta, tais como gemas e sementes, só retomam o crescimento na presença de um sinal específico do ambiente. A ausência de tais sinais, que incluem a exposição ao frio e fotoperíodo adequado, impede a quebra da dormência, mesmo em condições ambientais aparentemente favoráveis ao crescimento.
drupa (do grego *dryppa,* azeitona passada): Fruto carnoso simples, derivado de um único carpelo, geralmente com apenas uma semente, no qual o revestimento mais interno do fruto (endocarpo)'é duro e pode estar aderido à semente.
drusa: Cristal composto, mais ou menos esférico, cujos componentes cristalinos projetam-se de sua superfície. É constituído de oxalato de cálcio.
dupla fecundação: A fusão da oosfera e do gameta masculino, resultando num zigoto ($2n$), e a fusão simultânea do segundo gameta masculino com os núcleos polares, resultando no núcleo primário do endosperma ($3n$). Característica única de todas as angiospermas.

écio: nos fungos referidos como ferrugens, estruturas em forma de xícara na qual os eciosporos são produzidos.
eciosporo (do grego *aikia,* ferimento + *spora,* semente): Esporo binucleado das ferrugens; produzido em um écio.
eco- (do grego *oikos,* casa): Prefixo que significa "casa" ou "moradia".
ecologia: O estudo das interações dos organismos uns com os outros e com seu ambiente físico.
ecossistema: O maior sistema de interação, envolvendo os organismos viventes e seu ambiente físico.
ecótipo (do grego *oikos,* casa + latim *typus,* imagem): Uma variante de um organismo adaptada a um determinado local, diferindo geneticamente de outros ecótipos dessa mesma espécie.
ectoplasto: *Ver* membrana plasmática.
edáfico (do grego *edaphos,* solo, terra): Pertencente ao solo.
eixo hipocótilo-radicular: Eixo do embrião ou plântula, situado abaixo do cotilédone ou cotilédones, que consiste no hipocótilo e no meristema apical da radícula ou raiz.
elatério (do grego *elater,* expulsar): (1) Uma célula alongada, fusiforme, estéril no esporângio (cápsula) do esporófito de hepáticas (auxilia na dispersão de esporos). (2) Fitas higroscópicas presas aos esporos de cavalinhas.
elemento crivado: Célula do floema que está envolvida no transporte a longa distância de seiva elaborada. Os elementos crivados são classificados em célula crivada e elemento de tubo crivado.
elemento de tubo crivado: Uma das células componentes de um tubo crivado. É encontrado principalmente nas plantas floríferas e tipicamente associado a uma célula companheira.
elemento de vaso: Cada uma das células que compõem um vaso.
elemento químico: Uma substância composta de apenas um tipo de átomo; um dos mais de 100 tipos distintos de matéria natural ou sintética, que, isoladamente ou em combinação, compõem virtualmente todos os materiais do universo.
elemento traqueal: Termo geral para uma célula condutora de água nas plantas vasculares. São as traqueídes e os elementos de vaso.
eletrólito: Substância que se dissocia em íons quando em soluções aquosas, tornando assim possível a condução de corrente elétrica através das soluções.
elétron: Uma partícula subatômica com uma carga elétrica negativa, igual em magnitude à carga positiva do próton, mas com uma massa de

1/1837, relativamente à do próton. Os elétrons orbitam em torno do núcleo do átomo, carregado positivamente, e determinam as propriedades químicas do elemento.
elétron-denso: Em microscopia eletrônica, trechos de amostra em observação que não permitem a passagem* de elétrons, e dessa forma aparecem escuros.
embebição: Adsorção de água ou intumescimento de materiais coloidais devido à adsorção de moléculas de água às superfícies internas dos materiais.
embrião (do grego *en,* dentro + *bryein,* inchar): Planta esporofítica jovem, antes do início de um período de crescimento rápido (germinação nas plantas com sementes).
embriogenia: Formação do embrião.
endergônico: Relativo à reação química que requer energia para ocorrer. O oposto de "exergônico".
endo- (do grego *endo,* dentro): Prefixo que significa "dentro".
endocarpo (do grego *endon,* dentro + *karpos,* fruto): A camada mais interna do ovário desenvolvido ou pericarpo.
endocitose (do grego *endon,* dentro + *kytos,* cavidade de vasilhame): Englobamento de materiais para dentro das células através de invaginação da membrana plasmática. Se o material for sólido, o processo é denominado fagocitose e, se o material estiver dissolvido, pinocitose.
endocruzamento: Cruzamento de plantas ou animais estreitamente aparentados. Nas plantas é geralmente efetivado pela autopolinização repetida.
endoderme (do grego *endon,* dentro + *derma,* pele): Uma única camada de células que formam uma bainha em torno da região vascular, em raízes e alguns caules. As células endodérmicas são caracterizadas por possuírem estrias de Caspary nas paredes anticlinais radiais e transversais. Nas raízes e caules das plantas com semente, a endoderme é a camada mais interna do córtex.
endógeno (do grego *endon,* dentro + *genos,* raça, tipo): Que se origina de tecidos situados mais profundamente, como por exemplo no caso de raízes laterais.
endosperma (do grego *endon,* dentro + *sperma,* semente): Tecido que acumula reservas, que se desenvolve da união do núcleo de um gameta masculino e dos núcleos polares da célula central. É digerido pelo esporófito em crescimento antes ou depois da maturação da semente. É encontrado apenas nas angiospermas.
energia livre: Energia disponível para a realização de trabalho.
entrenó: Região de um caule entre dois nós sucessivos.
entropia: Medida da aleatoriedade ou desordem do sistema.
envelope nuclear: A dupla membrana que envolve o núcleo da célula.
enxertia: União de dois indivíduos diferentes na qual uma parte de um indivíduo, denominada enxerto, é inserida no sistema radicular ou caule de outro indivíduo, denominado porta-enxerto.
enzima: Proteína capaz de acelerar reações químicas específicas pelo abaixamento da energia de ativação dos reagentes, permanecendo inalterada durante esse processo. Um catalisador biológico.
enzimas de restrição: Enzimas que clivam a dupla hélice do DNA em seqüências específicas de nucleotídeos.
epi- (do grego *epi,* em cima): Prefixo que significa "em cima" ou "sobre".
epicótilo: A porção superior do eixo de um embrião ou plântula, acima dos cotilédones (folhas seminais) e abaixo da folha ou folhas seguintes.
epiderme: A camada celular mais externa da folha, dos caules e raízes jovens. É de origem primária.
epiderme pluriestratificada: Tecido composto de várias camadas celulares derivadas da protoderme. Apenas a camada externa assume características de uma epiderme típica.
epífita: Um organismo que cresce sobre outro, mas não o parasita.
epígea (do grego *epi,* em cima + *ge,* terra): Tipo de germinação de semente na qual os cotilédones são elevados acima do nível do solo.
epigenia (do grego *epi,* em cima + *gyne,* mulher): Padrão de organização floral na qual as sépalas, pétalas e estames aparentemente crescem acima do ovário. O oposto de hipogenia.

*N.T.: Em verdade a passagem dos elétrons ocorre, mas estes são desviados de sua trajetória retilínea e, devido a isto, os locais aparecem escuros.

epistático (do grego *epistasis,* impedimento): Termo usado para descrever um gene cuja ação modifica a expressão fenotípica de um gene em outro locus.
epíteto específico: A segunda parte do nome de uma espécie; por exemplo, o termo *mays* de *Zea mays,* o milho.
equilíbrio pontuado: Um modelo de mudança evolutiva que propõe a existência de longos períodos de tempo com nenhuma ou pouca mudança, interrompidos periodicamente por curtos intervalos onde ocorrem freqüentes mudanças repentinas.
erva (do latim *herba,* grama): Planta não-lenhosa, com parte aérea relativamente pequena.
erva daninha: Em geral são plantas herbáceas sem valor agronômico ou ornamental. Crescem facilmente e são vistas como competidoras do solo para as culturas agrícolas.
escama ovulífera: Em certas coníferas, é o apêndice ou estrutura semelhante a escama à qual o óvulo está soldado.
escarificação: Processo de seccionamento ou amolecimento do tegumento de uma semente para acelerar a germinação.
esclereíde (do grego *skleros,* duro): Célula de esclerênquima com a parede secundária lignificada e espessa, contendo muitas pontoações. As esclereídes são variáveis na forma, mas tipicamente não são muito longas. Podem ser vivas na maturidade ou não.
esclerênquima (do grego *skleros,* duro + latim *enchyma,* infusão): Tecido de sustentação composto por células de esclerênquima, incluindo as fibras e as esclereídes.
escutelo (do latim *scutella,* escudo pequeno): O único cotilédone do embrião das gramíneas, especializado para a absorção do endosperma.
esferossomo: Estruturas esféricas, envolvidas por membrana, isoladas, presentes no citoplasma de células vegetais, muitas das quais contêm principalmente lipídios. Aparentemente são centros de síntese e acúmulo de lipídios.
especializado: 1) Refere-se a organismos que têm adaptações especiais a um habitat particular ou a um modo de vida. 2) Refere-se a células que têm funções determinadas.
espécie (do latim *specie,* tipo): Um tipo de organismo. As espécies são designadas por nomenclatura binomial escrita em itálico.
especificidade: De caráter particular, como as proteínas num dado organismo ou as enzimas numa dada reação.
espécime tipo: Em geral um espécime de planta herborizada, guardada em herbário. Foi selecionada por um taxonomista e serve de base para comparações com outros espécimes para se determinar se são ou não membros da mesma espécie.
espectro de absorção: Espectro de comprimentos de ondas luminosas absorvidas por um pigmento particular.
espectro de ação: Espectro luminoso cujos comprimentos de onda desencadeiam uma reação particular.
espermácio (do grego *sperma,* esperma): Nas algas vermelhas e em alguns fungos, o gameta masculino não-móvel e diminuto.
espermatângio (do grego *sperma,* esperma + latim *tangere,* tocar): Em algas vermelhas, a estrutura que produz espermácios.
espermatófita (do grego *sperma,* semente + *phyton,* planta): Planta com sementes.
espermogônio (do grego *sperma,* gameta masculino + *gonos,* descendência): Nas ferrugens, é a estrutura que produz os espermácios.
espiga (do grego *spica,* cabeça do grão): Inflorescência indeterminada, na qual o eixo principal é alongado e as flores são sésseis.
espigueta: A unidade da inflorescência das gramíneas. Um pequeno grupo de flores em gramíneas.
espinho: Estrutura pontiaguda, dura e lenhosa. Em geral é uma folha modificada ou parte de uma folha.
espirilo (do latim *spira,* espiral): Bactéria alongada e enrolada ou espiralada.
esporângio (do grego *spora,* semente + *angeion,* urna, vaso): Uma estrutura unicelular ou pluricelular na qual os esporos são produzidos.
esporangióforo (do grego *spora,* semente + *pherein,* carregar, portar): Ramo que carrega um ou mais esporângios.
esporo: Uma célula reprodutiva, usualmente unicelular, capaz de desenvolver-se em um indivíduo adulto sem fundir-se com outra célula.

esporófilo: Folha modificada ou órgão semelhante a folha que porta os esporângios. É aplicado aos estames e carpelos de angiospermas, às frondes férteis de samambaias e a outras estruturas similares.
esporófito: O que produz esporos. Indivíduo em fase diplóide (2*n*) num ciclo de vida caracterizado pela alternância de gerações.
esporopolenina: Substância resistente, da qual é composta a exina (parede externa) dos esporos e grãos de pólen.
esquizo- (do grego *schizein,* fender): Prefixo que significa "fender".
esquizocarpo: Fruto simples, seco, com duas ou mais unidades carpelares, que se fende na maturidade.
estatolitos (do grego *statos,* estacionário + *lithos,* pedra): São grãos de amido ou outros corpúsculos encontrados no citoplasma e que atuam como sensores de gravidade.
estame (do latim *stamen,* filamento): A parte da flor que produz os grãos de pólen, constituída (em geral) da antera e filete. Em conjunto, os estames formam o androceu.
estaminada: Refere-se à flor que tem estames, mas nenhum carpelo funcional.
estelo (do grego *stele,* coluna): O cilindro central, situado dentro do córtex de raízes e caules de plantas vasculares.
esterigma: (do grego *sterigma,* suporte): Pequena e delicada projeção de um basídio que sustenta um basidiósporo.
estigma: 1) A região do carpelo que serve como uma superfície receptora para os grãos de pólen e sobre a qual eles germinam. 2) Mancha ocelar sensível à luz, encontrada em alguns tipos de algas.
estilete (do grego *stylos,* coluna): Coluna de tecido delgada que se origina do topo do ovário e através da qual os tubos polínicos crescem.
estiolamento (do francês *étioler,* alvejar): Condição que envolve aumento do alongamento caulinar, desenvolvimento foliar reduzido e ausência de clorofila. É encontrado em plantas que crescem no escuro ou com uma quantidade de luz muito reduzida.
estioplasto: Plastídeo de uma planta crescida no escuro e contendo um corpo pró-lamelar.
estipe: 1) Caule de certas plantas, como por exemplo as da família Arecaceae (palmeiras). 2) Pedúnculo com função de suporte, tal como ocorre nos cogumelos tipo chapéu de sapo. 3) O pecíolo de uma fronde de samambaia (trecho compreendido entre o caule e a primeira pina na base).
estípula: Apêndice em geral foliáceo, que ocorre lateralmente na porção basal de uma folha, ou abarca o caule em muitos tipos de plantas com flores.
estolão (do latim *stolo,* caule): Caule que cresce horizontalmente ao longo da superfície do solo e que pode formar raízes adventícias, tal como ocorre no morango.
estômato (do grego *stoma,* boca): Abertura muito pequena circundada por células-guarda na epiderme das folhas e caules, através da qual passam gases. Termo também usado para designar o aparelho estomático inteiro: as células-guarda e o poro formado por elas.
estratificação: É o processo de exposição das sementes a baixas temperaturas por um período prolongado antes de tentar germiná-las em temperaturas mais altas.
estria de Caspary (Robert Caspary, botânico alemão): Região de parede primária semelhante a uma fita, contendo suberina e lignina; encontrada nas paredes anticlinais — radiais e transversais — das células da endoderme e da exoderme.
estróbilo (do grego *strobilos,* um cone): É também chamado cone. Estrutura reprodutora que consiste em um certo número de folhas modificadas (esporófilos) ou escamas que portam óvulos. Os esporófilos e escamas estão agrupados na porção terminal, um ramo caulinar. Os estróbilos ocorrem em muitos tipos de gimnospermas, licófitas e esfenófitas.
estroma (do grego *stroma,* qualquer coisa que se espalha): A substância fundamental dos plastídeos.
etileno: Hidrocarboneto simples que atua como um hormônio vegetal envolvido no amadurecimento dos frutos; $H_2C = CH_2$.
eucarionte: Célula que possui núcleo, organelas envolvidas por membranas e cromossomos nos quais o DNA está associado com proteínas. Organismo composto de tais células. Plantas, animais, fungos e protistas são os quatro reinos dos eucariontes.
eusporângio: Esporângio que se origina de várias células iniciais e, antes da maturação, forma uma parede com mais de uma camada de células.
eustelo (do grego *eu,* verdadeiro + *stele,* coluna): Estelo no qual o tecido vascular primário está organizado em feixes discretos em torno da medula; típico de gimnospermas e angiospermas.
evolução: A derivação progressiva de formas mais complexas de vida a partir de ancestrais simples. Darwin propôs que a seleção natural é o principal mecanismo pelo qual a evolução ocorre.
evolução convergente (do latim *convergere,* virar-se em conjunto): Desenvolvimento independente de estruturas semelhantes em organismos que não estão diretamente relacionados. Freqüentemente é encontrada em organismos que vivem em ambientes similares.
evolução paralela: Desenvolvimento de estruturas semelhantes, que têm funções semelhantes em duas ou mais linhas evolutivas, como resultado dos mesmos tipos de pressões seletivas.
exergônico (do latim *ex,* fora + grego *ergon,* trabalho): Que libera energia, como em uma reação química. Aplicado a processos "ladeira-abaixo", ou seja, que ocorrem a favor de um gradiente de energia.
exina: A camada externa da parede de um esporo ou grão de pólen.
exocarpo (do grego *ex,* fora + *karpos,* fruto): A camada mais externa do pericarpo (parede do ovário desenvolvido).
exocitose (do grego *ex,* fora de + *kytos,* vasilhame): Processo celular no qual um material particulado ou uma substância dissolvida são englobados numa vesícula, a qual é transportada para a superfície da célula. Ali a membrana da vesícula funde-se com a membrana plasmática, expelindo o conteúdo da vesícula para o exterior.
exoderme: Em algumas raízes, a camada mais externa do córtex com uma ou mais células de espessura. Estas células são caracterizadas por apresentarem estrias de Caspary nas paredes radiais e transversais. Como passo seguinte ao desenvolvimento das estrias de Caspary, uma lamela de suberina se deposita em todas as paredes das células da exoderme.
exon (do grego *exo,* do lado de fora): Segmento de DNA que é transcrito em RNA e traduzido em proteína; exons são característicos de eucariontes. Contrastam com o intron, que é transcrito apenas em DNA.
extensão da bainha do feixe: Grupo de células que se estendem da bainha do feixe de uma nervura imersa no mesofilo foliar para uma ou ambas as epidermes inferior e superior. Pode constituir-se de parênquima, colênquima ou esclerênquima.

F_1: Primeira geração de filhos. A descendência resultante de um cruzamento. F_2 e F_3 são a segunda e a terceira gerações resultantes de tal cruzamento.
fago: *Ver* bacteriófago.
fagocitose: *Ver* endocitose.
família: A categoria taxonômica entre ordem e gênero. A terminação dos nomes de famílias em animais e protistas heterotróficos é *-idae;* em todos os outros organismos é *-aceae.* Uma família contém um ou mais gêneros e cada família pertence a uma ordem.
família multigênica: Um conjunto de genes relacionados, localizados em um cromossomo. A maioria dos genes eucarióticos parecem ser membros de famílias multigênicas.
fascículo (do latim *fasciculus,* pequeno feixe): Feixe de folhas de pinheiro ou outras folhas aciculares de gimnospermas. Termo antigo para indicar feixe vascular.
fase perfeita: A fase do ciclo de vida de um fungo que inclui fusão sexual e os esporos associados à referida fusão.
fecundação cruzada: A fusão de gametas formados por indivíduos diferentes. O oposto de autofecundação.
fecundação: A fusão de dois gametas para formar um zigoto diplóide.
feixe caulinar: Feixe vascular pertencente ao caule.
feixe colateral aberto: Feixe vascular no qual o câmbio se desenvolve.
feixe colateral fechado: Feixe vascular no qual não se desenvolve um câmbio.
feixe vascular: Uma faixa de tecido contendo xilema e floema primários (se o procâmbio ainda estiver presente). É freqüentemente envolvido por uma bainha de feixe de células de parênquima ou fibras.
felema: *Ver* casca.
feloderma (do grego *phellos,* cortiça, súber + *derma,* pele): Tecido formado pelo câmbio da casca para dentro, oposto ao súber; parte interna da periderme.

felogênio: *Ver* câmbio da casca.
fenótipo: A aparência física de um organismo. O fenótipo resulta da interação entre a constituição genética de um organismo (genótipo) e o meio ambiente.
fermentação: Liberação de energia a partir de moléculas orgânicas sem o envolvimento de oxigênio.
ferredoxina: Proteínas que contêm elevado conteúdo de ferro especializadas na transferência de elétrons. Algumas estão envolvidas na fotossíntese.
fibra: Célula alongada, pontiaguda, geralmente de parede espessada, do esclerênquima das plantas vasculares. Suas paredes podem ser ou não lignificadas e podem ter ou não protoplasto vivo na maturidade.
fibras do fuso: Um grupo de microtúbulos que se estende dos centrômeros aos pólos do fuso ou de pólo a pólo na célula em divisão.
fibrila: Filamentos submicroscópicos compostos de moléculas de celulose, os quais constituem a forma pela qual a celulose ocorre na parede celular.
ficobilinas: Grupo de pigmentos acessórios solúveis na água, que incluem as ficocianinas e as ficoeritrinas, que ocorrem nas algas vermelhas, nas cianobactérias e nas Cryptophyta.
ficologia (do grego *phykos,* alga): O estudo das algas.
ficoplasto: Sistema de microtúbulos que se desenvolve entre os dois núcleos-filhos paralelo ao plano de divisão celular. Os ficoplastos ocorrem apenas nas algas verdes da classe Chlorophyceae.
filamento: conjunto de células dispostas linearmente; nas cianobactérias, um ou mais tricomas envoltos em uma bainha de mucilagem.
filete: A haste de um estame.
filo (do grego *phylon,* raça, tribo): Unidade de classificação equivalente a divisão, usado para animais e protistas heterotróficos.
filo- (do grego *phyllon,* folha): Prefixo que significa "folha".
filódio: Pecíolo ou caule laminares, achatados e fotossintetizantes. Os filódios ocorrem em certos gêneros de plantas vasculares, onde substituem as folhas na função de fotossíntese.
filogenia (do grego *phylon,* raça, tribo): Relações evolutivas entre organismos. A história do desenvolvimento de um grupo de organismos.
fisiologia: O estudo das atividades e processos dos organismos vivos.
fissão: Reprodução assexuada envolvendo a divisão de um indivíduo unicelular em duas novas células de igual tamanho. Também empregado para a divisão dos plastídeos.
-fito, fito- (do grego *phyton,* planta): Sufixo ou prefixo que significa "planta".
fitoalexina (do grego *phyton,* planta + *alexin,* defender): Uma substância química produzida por uma planta para combater a infecção por um patógeno (fungo ou bactéria).
fitocromo: Um pigmento semelhante à ficobilina encontrado no citoplasma de plantas e de algumas algas verdes e que está associado com a absorção de luz. Fotorreceptor para luz vermelha e vermelho-longo, envolvido em vários processos temporais, como floração, dormência, formação da folha e germinação de sementes.
fitoplâncton: Plâncton autotrófico.
fixação de nitrogênio: A incorporação do nitrogênio atmosférico em compostos nitrogenados. É realizada por certas bactérias de vida livre ou simbióticas.
fixação do carbono: Conversão de CO_2 em compostos orgânicos durante a fotossíntese.
flagelo: Organela na forma de filamento que se protrai a partir da superfície de uma célula. Os flagelos das bactérias são capazes de movimento rotatório e consistem em uma única fibra de proteína. Os flagelos eucarióticos, que são utilizados na locomoção e na alimentação, consistem em um feixe de microtúbulos, com uma estrutura interna característica 9-mais-2, e são capazes de movimento vibratório, mas não rotatório. Um cílio é um pequeno flagelo eucariótico.
flavoproteína: Desidrogenase que contém flavina e, freqüentemente, um metal, desempenhando um papel importante nos processos de oxidação-redução; abreviada como FP.
floema (do grego *phloos,* casca): Tecido condutor de seiva elaborada das plantas vasculares, o qual é composto por elementos crivados, vários tipos de células de parênquima, fibras e esclereídes.
flor: Estrutura reprodutora nas angiospermas. Uma flor completa inclui cálice, corola, androceu (estames) e gineceu (carpelos), mas todas as flores possuem ao menos um estame ou um carpelo.
flor bissexual (monóclina): Flor que tem pelo menos um estame funcional e um carpelo funcional.
flor completa: Flor que tem quatro verticilos de partes florais: sépalas, pétalas, estames e carpelos.
flor imperfeita: Flor na qual faltam ou estames ou carpelos.
flor incompleta: Flor na qual faltam um ou mais dos quatro verticilos florais, isto é, faltam sépalas, pétalas, estames ou carpelos.
flor irregular: Flor na qual um ou mais elementos de pelo menos um dos verticilos difere em formato dos outros elementos do mesmo verticilo.
flor perfeita: Flor que tem estames e carpelos. Flor hermafrodita.
flores do disco: Flores tubulares e actinomorfas em Asteraceae, em contraste com as flores do raio, achatadas e zigomorfas. Em muitas *Asteraceae,* as flores do disco ocorrem no centro da inflorescência e, as do raio, nas margens dela.
flores do raio: *Ver* flores do disco.
florígeno (do latim *flor-,* flor + grego *-genes,* produtor): Hormônio vegetal hipotético que promove o florescimento.
flósculo: Uma das pequenas flores que constituem a inflorescência das compostas ou a espigueta das gramíneas.
fluxo cíclico de elétrons: Nos cloroplastos, o fluxo de elétrons induzido pela luz que retorna ao fotossistema I.
fluxo de elétrons não-cíclico: Um fluxo de elétrons fotoinduzido a partir da água para o $NADP^+$ na fotossíntese com a liberação de oxigênio. Envolve os fotossistemas I e II.
fluxo de massa: Movimento geral da água ou de qualquer outro líquido induzido por gravidade, pressão ou por interação de ambos.
folha composta: Uma folha cuja lâmina é dividida em vários folíolos distintos.
folha simples: Folha com lâmina não dividida. Oposto de folha composta.
folhosa: Termo usualmente aplicado à madeira de árvores de angiospermas dicotiledônicas.
folículo (do latim *folliculus,* bolinha): Fruto simples, seco, deiscente, derivado de um único carpelo e que tem uma única abertura.
folíolo: Uma das partes de uma folha composta.
foliólulo: Uma das subdivisões de uma folha composta.
forquilha de replicação: A estrutura em forma de Y formada durante a síntese de DNA no ponto a partir do qual os dois filamentos da molécula original estão sendo separados e um filamento complementar está sendo sintetizado.
fosfato: Um composto formado do ácido fosfórico pela substituição de um ou mais átomos de hidrogênio.
fosfolipídio: Um lipídio fosforilado; estrutura semelhante a uma gordura, mas com apenas dois ácidos graxos ligados ao esqueleto de glicerol, com um terceiro espaço ocupado por uma molécula contendo fósforo. Componentes importantes das membranas celulares.
fosforilação (do grego *phosphoros,* o que traz luz): Uma reação na qual o fosfato é adicionado a um composto, como por exemplo a formação do ATP pelo ADP e fosfato inorgânico.
fosforilação em nível de substrato: Fosforilação, ou seja, a formação de ATP a partir de ADP e fosfato inorgânico, a qual ocorre durante a glicólise.
fosforilação oxidativa: A formação do ATP a partir de ADP e fosfato inorgânico. A fosforilação oxidativa ocorre na cadeia transportadora de elétrons na mitocôndria.
fóssil (do latim *fossilis,* desenterrado): Vestígios, impressões ou traços de um organismo que ficou preservado em rochas encontradas na crosta terrestre.
foto-, -fótico (do grego *photos,* luz): Prefixo ou sufixo que significa "luz".
fotofosforilação (do grego *photos*, luz + *phosphoros,* o que traz luz): A formação do ATP no cloroplasto durante a fotossíntese.
fotólise: A cisão oxidativa das moléculas de água, dependente de luz, que ocorre no fotossistema II das reações luminosas da fotossíntese.
fóton (do grego *photos,* luz): A partícula elementar da luz.

fotoperiodismo: Resposta à duração e sincronização do dia e da noite. Um mecanismo desenvolvido pelos organismos para medir a sazonalidade.
fotorrespiração: A produção do ácido glicólico, dependente de luz, nos cloroplastos e sua subseqüente oxidação nos peroxissomos.
fotossíntese (do grego *photos,* luz + *syn,* junto + *tithenai,* colocar): A conversão da energia luminosa em energia química. A produção de carboidratos a partir do dióxido de carbono e água na presença de clorofila usando energia luminosa.
fotossistema: Uma unidade definida da organização da clorofila e outras moléculas de pigmentos inclusas nos tilacóides dos cloroplastos e envolvidas com as reações dependentes de luz da fotossíntese.
fototropismo (do grego *photos,* luz + *trope,* girar): Crescimento no qual a direção da luz é o fator determinante, pois o crescimento da planta dá-se em direção à fonte luminosa. Curvatura ou inclinação em resposta à luz.
FP: *Ver* flavoproteína.
fragmentos de Okazaki (referente a R. Okazaki, geneticista japonês): Diz-se dos segmentos descontínuos os quais, durante a replicação do DNA, são sintetizados na direção 3′ para 5′ do filamento retardatário (*lagging strand*) da dupla hélice de DNA; em procariontes tais fragmentos têm um comprimento entre 1.000 e 2.000 nucleotídeos e, em eucariontes, entre 100 e 200 nucleotídeos.
fragmoplasto: Sistema de fibrilas (microtúbulos) em forma de fuso, que se origina entre dois núcleos-filhos na telófase e dentro do qual a placa celular é formada durante a divisão celular (citocinese). As fibrilas do fragmoplasto são constituídas de microtúbulos. Os fragmoplastos são encontrados em todas as plantas e algas verdes, exceto nos membros da classe Chlorophyceae.
freqüência gênica: Ocorrência relativa de um alelo particular numa população.
fronde: A folha de uma samambaia. Qualquer folha grande e dividida.
fruto: Em angiospermas, é o ovário ou grupo de ovários desenvolvidos, que contêm as sementes, junto com quaisquer outras partes adjacentes que podem estar fundidas a eles na maturidade. Algumas vezes o termo é aplicado informal e erroneamente às estruturas reprodutoras de outros tipos de organismos. Por exemplo: os "corpos de frutificação" para os fungos.
fruto agregado: Fruto que se desenvolveu a partir dos vários carpelos livres (gineceu apocárpico) de uma mesma flor.
fruto múltiplo: Conjunto de ovários maduros produzido por um conjunto de flores, como no abacaxi.
fruto simples: Fruto derivado de um carpelo ou vários carpelos unidos.
fucoxantina (do grego *phykos,* alga + *xanthos,* castanho-amarelado): Carotenóide acastanhado, encontrado em algas pardas e crisófitas.
fungo imperfeito: Os deuteromicetos, ou fungos conidiais, os quais se reproduzem apenas assexuadamente, ou aqueles cujo ciclo sexual ainda não foi observado. A maioria dos deuteromicetos são ascomicetos.
funículo (do latim *funiculus,* pequeno cabo ou corda): O pedúnculo do óvulo.
fusão tripla: Em angiospermas, é a fusão do segundo gameta masculino com os núcleos polares da célula central, resultando na formação do núcleo primário do endosperma, o qual é triplóide (3*n*) em muitos grupos.

gameta (do grego *gamete,* esposa): Célula reprodutora haplóide. Os gametas fundem-se aos pares, formando os zigotos, que são diplóides.
gametângio (do grego *gamein,* casar + latim *tangere,* tocar): Célula ou órgão dentro do qual os gametas são formados.
gametófito: Em plantas que têm alternância de gerações, a fase haplóide (*n*) produtora de gametas.
gametóforo (do grego *gamein,* casar + *phoros,* portador): Nas briófitas, a haste que sustenta os gametângios.
gavinha (do latim *tendere,* estender): Caule, folha ou parte desta modificados em uma estrutura alongada que se enrola auxiliando na sustentação dos caules. As gavinhas ocorrem apenas em algumas angiospermas.
gel: Mistura de substâncias que têm uma constituição semi-sólida ou sólida.
gema (do latim *gemma,* botão): 1) Pequena massa de tecido vegetativo. 2) Um crescimento do talo, por exemplo, em hepáticas, onde também é chamado propágulo. 3) Em certos "fungos" (protistas) refere-se a estruturas de resistência, onde parte das hifas apresentam paredes espessadas e podem desenvolver-se num novo organismo. 4) Sistema caulinar em início de desenvolvimento, freqüentemente protegido por folhas jovens. 5) Crescimento vegetativo de fungos e algumas bactérias como forma de reprodução assexuada.
gema acessória: Gema localizada em geral acima ou ao lado da gema axilar principal.
gene estrutural: Qualquer gene que codifica para uma proteína, diferente de genes reguladores.
gene regulador: Um gene que impede ou reprime a atividade de genes estruturais em um óperon.
gene: Unidade da hereditariedade. Seqüência de nucleotídeos do DNA que codifica para uma proteína, para uma molécula de RNAt ou de RNAr, ou regula a transcrição de outro gene.
gênero: A categoria taxonômica entre família e espécie; gêneros incluem uma ou mais espécies.
genes repetidos em série (*tandem clusters*): Cópias múltiplas do mesmo gene em série, situadas num local definido do genoma.
genótipo: A constituição genética, latente ou expressa, de um organismo, diferindo do fenótipo. A soma de todos os genes presentes em um indivíduo.
geotropismo: *Ver* gravitropismo.
GERL: O complexo formado pela associação do complexo de Golgi com o retículo endoplasmático e os lisossomos e que pode estar envolvido com a formação de lisossomo ou vacúolo em algumas células.
germinação (do latim *germinare,* germinar): O início ou retomada do crescimento de um esporo, semente, gema ou outra estrutura.
giberelinas (*Gibberella,* um gênero de fungos): Grupo de hormônios de crescimento do qual o efeito mais conhecido é promover o alongamento do caule das plantas.
gimnosperma (do grego, *gymnos,* nu + *sperma,* semente): Vegetal que produz sementes não encerradas num ovário. As coníferas são o grupo mais familiar.
gineceu (do grego *gyne,* mulher + *oikos,* casa): O conjunto de carpelos de uma flor de uma angiosperma.
glicerol: Molécula de três carbonos, contendo três grupos hidroxila. O glicerol combina-se com ácidos graxos, formando gorduras e óleos.
glicogênio (do grego *glykys,* doce + *gen,* de um tipo): Carboidrato semelhante ao amido, que funciona como reserva alimentar em bactérias, fungos e muitos outros organismos não-vegetais.
glicólise: Degradação anaeróbica de glicose que resulta na formação de duas moléculas de ácido pirúvico e na produção líquida de duas moléculas de ATP.
glicose: Açúcar de seis carbonos ($C_6H_{12}O_6$). Constitui o monossacarídeo mais comum na maioria dos organismos.
glioxissomo: Microcorpo contendo as enzimas necessárias para a conversão de gorduras em carboidratos; os glioxissomos desempenham um papel importante durante a germinação das sementes.
gordura: triglicerídio, isto é, molécula composta de um glicerol e três cadeias de ácidos graxos. Em comparação aos carboidratos, a proporção entre oxigênio e carbono é muito menor nas gorduras. Os triglicerídios no estado líquido são denominados óleos.
gradiente de concentração: Diferença de concentração de uma substância por unidade de distância.
grana, *sing.* **granum:** Estruturas contidas no interior dos cloroplastos, que ao microscópio de luz são vistos como grânulos verdes e ao microscópio eletrônico apresentam-se como séries de tilacóides empilhados. Os grana contêm clorofilas e carotenóides e são os sítios das reações dependentes de luz na fotossíntese.
grão: *Ver* cariopse.
grão de pólen: Microgametófito (gametófito masculino) maduro ou imaturo. Os grãos de pólen ocorrem em plantas com sementes.
gravitropismo (do latim *gravis,* pesado + grego *tropes,* curvar): Resposta de eixos caulinares e raízes à força da gravidade da Terra. Também é chamado de geotropismo.
grupo hidroxila: Grupo OH^-. Íon carregado negativamente, formado pela dissociação da molécula da água.

grupo prostético: Um íon metálico ou um grupo inorgânico termoestável (diferente de um aminoácido) que está ligado a uma proteína e atua como seu grupo ativo.
guanina (do espanhol de Quechua: *huanu,* estrume): Uma base púrica encontrada no DNA ou no RNA. Seu nome baseia-se no fato de que a guanina é abundante na forma de uma base cristalina branca em guano* e em excrementos animais.
gutação (do latim *gutta,* uma gota): Exsudação de água líquida nas folhas, causada pela pressão da raiz.

habitat (do latim *habitare,* habitar): O ambiente de um organismo. O local onde ele geralmente se encontra.
hábito (do latim *habitus,* condição, característica): Forma característica (ou aparência) de um organismo.
haplóide (do grego *haploos*, único): Diz-se de organismo possuidor de um único complemento cromossômico (*n*), ao contrário dos diplóides (2*n*).
haustório (do latim *haustus,* de *haurire,* beber, sorver): Projeção da hifa de um fungo que funciona como estrutura penetrante e absorvente.
heliotropismo (do grego *helios,* sol): *Ver* curso solar.
hemicelulose: Polissacarídeo semelhante à celulose porém mais solúvel e cujas moléculas formam estruturas menos organizadas. É encontrado especificamente nas paredes celulares.
herança poligênica: A herança de características quantitativas, determinadas pelos efeitos combinados de vários genes.
herbáceo: Adjetivo referente às plantas não-lenhosas.
herbário: Coleção de espécimens vegetais secos e prensados.
herbívoros: Que se alimentam de plantas.
hereditariedade (do latim *heredis,* herdeiro): A transmissão de caracteres dos ancestrais para sua descendência através de gametas.
hermafrodita (do grego, para Hermes e Afrodite): Organismo que possui simultaneamente órgãos reprodutores masculinos e femininos.
hetero- (do grego *heteros,* diferente): Prefixo que significa "outro" ou "diferente".
heterocariótico (do grego, *heteros*, outro + *karyon,* miolo, caroço): Em fungos, são os que apresentam dois ou mais tipos de núcleos geneticamente distintos dentro do mesmo micélio.
heterocisto (do grego *heteros,* diferente + *cystis,* vesícula): Célula fixadora de nitrogênio, aparentemente vazia, com parede espessa, em geral maior que as demais células dos filamentos de certas cianobactérias.
heteroécio (do grego *heteros,* diferente + *oikos,* casa): Característica dos fungos referidos como ferrugens, os quais requerem dois hospedeiros diferentes para completar seu ciclo de vida.
heterogamia (do grego *heteros,* outro + *gamos,* união para reprodução): Reprodução envolvendo dois tipos de gametas.
heteromorfo (do grego *heteros,* diferente + *morphe,* forma): Termo usado para descrever um ciclo de vida no qual as gerações haplóides e diplóides são diferentes em forma.
heterose (do grego *heterosis,* mudança): Vigor híbrido: a superioridade do híbrido sobre os parentais em algum caráter possível de ser medido.
heterospórico: Que tem dois tipos de esporo, designados como micrósporo e megásporo.
heterotálico (do grego *heteros,* diferente + *thallus,* ramo, broto): 1) Termo usado para descrever o indivíduo no qual não ocorre autofecundação; são necessárias duas linhagens ou indivíduos compatíveis para que ocorra a reprodução sexuada. 2) Diz-se dos fungos que são autoestéreis, isto é, necessitam de outro indivíduo geneticamente diferente, porém compatível, para completar seu ciclo.
heterotrófico (do grego *heteros,* outro + *trophos,* alimentar): Organismo que não pode produzir compostos orgânicos e assim necessita alimentar-se de matéria orgânica presente em plantas ou animais. *Ver também* autotrófico.

*N.T.: Uma substância composta basicamente de fezes de aves da orla marinha e de morcegos, acumulada ao longo de algumas áreas costeiras ou em cavernas, usada como fertilizante. É encontrada no Peru, Equador e Chile.

heterozigoto: Diz-se de organismo possuidor de dois alelos diferentes para um mesmo lócus em cromossomos homólogos.
hialoplasma: *Ver* citoplasma fundamental.
hibridação: Formação de descendência a partir do cruzamento de parentais diferentes.
híbrido: Descendência resultante do cruzamento de dois parentais que diferem em uma ou mais características herdáveis. Descendência do cruzamento de duas variedades ou espécies diferentes.
hidrocarbonetos (do grego *hydro,* água + latim *carbo,* carvão): Composto orgânico constituído apenas de átomos de hidrogênio e de carbono.
hidrófita: (do grego *hydro,* água + *phyton,* planta): Planta que depende de abundante suprimento de umidade ou que cresce inteiramente ou parcialmente submersa em água.
hidrólise (do grego *hydro,* água + *lysis,* quebra): Quebra de uma molécula em duas pela adição de íons H^+ e OH^- da água.
hifa (do grego *hyphe,* teia): Filamento tubular nos fungos, nos oomicetos ou nas quitrídias. Um conjunto de hifas forma o micélio.
hifa+/hifa−: Linhagem particular geneticamente definida que torna o indivíduo incapaz de reproduzir sexuadamente com outro membro da mesma linhagem (hifa+ com outra hifa+ ou hifa− com outra hifa−), mas possibilita tal reprodução com outras linhagens (hifa+ com hifa−) da mesma espécie.
hifas ascógenas (do grego *askos,* balão + *genos,* produção): Hifas que contêm núcleos haplóides masculinos e femininos pareados; elas se desenvolvem de um ascogônio e eventualmente originam os ascos.
hilo (do latim *hilum,* quantidade pequena): 1) Cicatriz deixada na semente após a sua separação do funículo. 2) Parte de um grão de amido ao redor do qual o amido se deposita em camadas mais ou menos concêntricas.
himênio (do grego *hymen,* membrana): Camada de ascos no ascoma ou de basídios no basidioma, mais quaisquer hifas estéreis a eles associadas.
hipanto: Taça formada pela fusão das partes basais das sépalas, pétalas e estames. O hipanto é encontrado freqüentemente em plantas que têm ovário ínfero.
hiper- (do grego *hyper,* acima, sobre): Prefixo que significa "acima" ou "sobre".
hipertônico: Refere-se a uma solução que tem uma concentração de partículas de soluto, alta o suficiente para retirar água de outra solução através de uma membrana semipermeável.
hipo- (do grego *hypo,* menor do que): Prefixo que significa "sob" ou "menos".
hipocótilo: Porção de um embrião ou plântula situada entre os cotilédones e a radícula.
hipoderme (do grego *hypo,* embaixo + *derma,* pele): Uma ou mais camadas de células situadas abaixo da epiderme, que são distintas das células corticais, localizadas mais abaixo, ou das células do mesofilo.
hipógea (do grego *hypo,* embaixo + *ge,* terra): Tipo de germinação de semente na qual os cotilédones permanecem abaixo do solo.
hipoginia (do grego *hypo,* embaixo + *gyne,* mulher): Organização floral na qual as sépalas, pétalas e estames estão unidos ao receptáculo abaixo do ovário. O oposto de epiginia.
hipótese (do grego *hypo,* embaixo + *tithenai,* proposta): Explanação temporária de trabalho ou suposição baseada em fatos acumulados e sugerindo algum princípio geral ou relação de causa e efeito. Uma solução postulada a um problema científico que necessita ser testada pela experimentação e, se reprovada ou demonstrada improvável, é descartada.
hipótese do crescimento ácido: É a hipótese de que a acidificação da parede celular leva à hidrólise de determinadas ligações contidas dentro da parede. Em conseqüência, a pressão de turgor da parede impulsiona o alongamento celular.
hipotônico: Refere-se a uma solução que tem uma concentração de solutos baixa o suficiente para perder água para outra solução através de uma membrana semipermeável.
histona: Grupo de cinco proteínas básicas associadas com a estrutura dos cromossomos em todas as células eucarióticas.
homeostase (do grego *homos,* semelhante + *stasis,* posição): Manutenção de um ambiente fisiológico interno relativamente estável no interior do organismo. Equilíbrio dinâmico de uma população ou ecossistema. A homeostase geralmente envolve mecanismos de retroinibição.

homo- (do grego *homos,* o mesmo, semelhante): Prefixo que significa "semelhante" ou "o mesmo".
homocariótico (do grego *homos,* semelhante + *karyon,* caroço): Em fungos, indica aqueles com núcleos de mesma origem genética dentro do micélio.
homologia (do grego *homologia,* concordância): Condição indicativa de mesma origem filogenética ou evolutiva, mas não necessariamente com a mesma estrutura ou função.
homospórico: Que só tem um tipo de esporo.
homotálico (do grego *homos,* igual + *thallus,* ramo, broto): 1) Termo usado para descrever a espécie na qual os indivíduos apresentam autofecundação. 2) Diz-se dos fungos que podem formar estruturas sexuadas e assexuadas na mesma linhagem.
homozigoto: Diz-se de um organismo que tem alelos idênticos para o mesmo lócus em cromossomos homólogos.
hormogônio: Um fragmento de um filamento de cianobactéria que se destaca e cresce, formando um novo filamento.
hormônio (do grego *hormaein,* estimular): Substância química produzida em quantidades diminutas em uma parte do organismo, de onde é exportada para outra região onde exerce um efeito específico.
hospedeiro: Um organismo sobre ou dentro do qual vivem parasitos.
húmus: matéria orgânica em decomposição no solo.

indeiscente: Que permanece fechado na maturidade, como muitos frutos (sâmaras, por exemplo).
indúsio (do latim *indusium,* camisola de mulher usada embaixo da roupa): Apêndice membranáceo da epiderme da folha que cobre um soro de samambaia.
inflorescência: Conjunto de flores com uma disposição definida.
iniciais fusiformes (do latim *fusus,* fuso): Células verticalmente alongadas no câmbio vascular, que dão origem às células do sistema axial no xilema e floema secundários.
inicial: (1) No meristema, a célula que permanece meristemática indefinidamente e ao mesmo tempo adiciona, por divisão, células ao corpo da planta; (2) célula meristemática que, eventualmente, se diferencia numa célula ou elemento maduro, mais especializado.
inicial do raio: Uma inicial no câmbio vascular que dá origem às células do raio do xilema e floema secundários.
inter- (do latim *inter,* entre): Prefixo que significa "entre" ou "no meio de".
interação alostérica (do grego *allos,* outro + *steros,* forma): Mudança na forma de uma proteína devido à sua ligação a uma molécula que não é a do substrato. Em sua nova forma, a proteína tem tipicamente propriedades diferentes.
intercalar (do latim *intercalare,* inserir): Diz-se do tecido meristemático ou do crescimento não restrito ao ápice de um órgão; isto é, crescimento nas regiões dos nós.
intérfase: O período entre dois ciclos mitóticos ou meióticos. A célula cresce e seu DNA duplica-se durante esta fase.
intina: A camada mais interna da parede de um esporo ou grão de pólen.
intra- (do latim *intra,* dentro de): Prefixo que significa "dentro".
intron (do latim *intra,* dentro de): Uma porção do RNAm transcrita do DNA eucariótico, a qual é removida por enzimas antes que o RNAm seja traduzido em proteína. *Ver* exon.
íon: Átomo ou molécula que perdeu ou ganhou um ou mais elétrons, e desta forma tornou-se carregada positiva ou negativamente.
iso- (do grego *isos,* igual): Prefixo que significa "igual", tal como "homo".
isogamia: Tipo de reprodução sexuada na qual os gametas (ou gametângios) são iguais em tamanho. É encontrada em algumas algas e fungos.
isômero (do grego *isos,* igual + *meros,* parte): Substância química de composição atômica idêntica, mas que difere no arranjo estrutural com relação a outra(s). Por exemplo: glicose e frutose.
isomorfo (do grego *iso,* igual + *morphe,* forma): Idêntico na forma.
isotônico: Que tem a mesma concentração de solutos (o mesmo potencial osmótico).
isótopo: Uma entre várias formas possíveis de um elemento químico, a qual difere das outras formas no número de nêutrons no núcleo atômico, mas não nas propriedades químicas.

***kelps*:** Nome genérico para qualquer representante de maior porte das algas pardas, pertencente à ordem Laminariales.

lacuna foliar: Região de tecido parenquimático no cilindro vascular primário, acima do ponto de saída do traço ou traços foliares.
lamela (do latim *lamella,* fina placa metálica): Camada de membranas celulares, particularmente fotossintetizantes, contendo clorofila nas membranas.
lamela média: A camada de material intercelular, rica em compostos pécticos, que confere aderência às paredes primárias de duas células adjacentes.
lamela: As placas na parte inferior do chapéu dos basidiomicetos.
lâmina: 1) A parte larga, expandida da folha. Também é chamada limbo. 2) Parte expandida do talo de algumas algas.
laminarina: Uma das principais substâncias de reserva das algas pardas; um polímero da glicose.
legume (do latim *legumen,* planta leguminosa): 1) Membro das *Fabaceae,* a família do feijão e da ervilha. 2) Um tipo de fruto simples, seco, que se derivou de um carpelo e que se abre por duas fendas.
lei de Hardy-Weinberg: Expressão matemática da relação entre as freqüências relativas de dois ou mais alelos numa população; demonstra que as freqüências relativas de genes dominantes e recessivos tendem a permanecer constantes em populações com cruzamentos ao acaso e na ausência de introgressão, seleção ou outras forças evolutivas.
lenho: Xilema secundário.
lenho de compressão: O lenho de reação das coníferas; desenvolve-se nas porções inferiores de troncos ou galhos inclinados.
lenho de reação: Lenho anormal que se desenvolve em galhos e troncos inclinados. *Ver também* lenho de compressão e lenho de tração.
lenho de tração: O lenho de reação das dicotiledôneas. Desenvolve-se nas porções superiores de troncos ou galhos inclinados.
lenho inicial: A primeira porção de lenho formada em uma camada de crescimento; contém células maiores e é menos densa do que o lenho tardio formado subseqüentemente; substitui o termo "lenho primaveril".
lenho tardio: É a porção do lenho formada ao final da estação de crescimento. Contém células mais estreitas e é mais densa que o lenho inicial; substitui o termo "lenho outonal".
lenticelas (do latim *lenticella,* uma pequena janela): Áreas lacunosas na superfície do súber de caules, raízes e outras partes da planta, que possibilita o intercâmbio de gases, através da periderme, entre os tecidos internos e a atmosfera. Ocorre em plantas vasculares.
leptosporângio: Um esporângio que se origina de uma única célula inicial e cuja parede é composta de uma única camada de células.
leucoplasto (do grego *leuko,* branco + *plasein,* formar): Plastídeo incolor. Os leucoplastos são em geral centros de formação de amido.
liana (do francês *liane,* de *lier,* amarrar): Trepadeira grande, lenhosa, que cresce sobre outras plantas.
ligação covalente: Uma ligação química formada entre átomos, como o resultado do compartilhamento de dois elétrons.
ligação peptídica: O tipo de ligação formada quando duas unidades de aminoácidos estão unidas extremidade a extremidade, pela remoção de uma molécula de água; as ligações sempre se formam entre a carboxila (-COOH) de um aminoácido e o grupo amino ($-NH_2$) do aminoácido seguinte.
ligação: A tendência que certos genes têm de serem transmitidos conjuntamente, em decorrência do fato de estarem localizados no mesmo cromossomo.
lignina: Um dos constituintes mais importantes da parede secundária das plantas vasculares, embora nem todas as paredes secundárias contenham lignina. Depois da celulose, a lignina é o polímero vegetal mais abundante.
lígula (do latim *ligula,* língua diminuta): Projeção ou apêndice diminuto na base das folhas de gramíneas e apêndices de certas licófitas.
lipídio (do grego *lipos,* gordura): Uma dentre uma grande variedade de moléculas orgânicas não-polares que são insolúveis em água (que é polar), mas que se dissolvem prontamente em solventes orgânicos não-polares. Os lipídios incluem gorduras, óleos, esteróides, fosfolipídios e carotenóides.
lise (do grego *lysis,* quebra): Processo de desintegração ou destruição celular.

lisossomo (do grego *lysis,* quebra + *soma,* corpo): Organela delimitada por uma única membrana, contendo enzimas hidrolíticas. Quando a organela se rompe, as enzimas liberadas são capazes de quebrar proteínas e outros complexos macromoleculares.
lixiviação: Movimento descendente e drenagem de minerais ou íons inorgânicos do solo pela água de percolação.
locus: A posição ocupada por um determinado gene em um dado cromossomo.
lóculo (do latim *loculus,* câmara pequena): Cavidade dentro de um esporângio ou uma cavidade do ovário na qual estão presentes os óvulos.
lume (do latim *lumen,* luz, uma abertura, iluminação): O espaço delimitado pela parede celular. O espaço transparente do retículo endoplasmático.

macrocisto: Estrutura plana, irregular, envolta por uma fina membrana, dentro da qual se formam os zigotos durante o ciclo de vida dos organismos pseudoplasmodiais.
macrofibrila: Agregado de microfibrilas, visível ao microscópio de luz.
macromolécula (do grego *makros,* grande): Molécula com peso molecular muito elevado. Refere-se especialmente às proteínas, ácidos nucléicos, polissacarídeos e complexos destas moléculas.
macronutrientes (do grego *makros,* grande + latim *nutrire,* alimentar): Elementos químicos inorgânicos necessários em grandes quantidades para sustentar o crescimento das plantas, tais como o nitrogênio, o potássio, o cálcio, o fósforo, o magnésio e o enxofre.
madeira com anel poroso: Madeira na qual os poros (vasos) do lenho inicial são claramente maiores do que os do lenho tardio, formando um anel bem definido em secção transversal.
madeira com porosidade difusa: Madeira na qual os poros, ou vasos, estão uniformemente distribuídos através das camadas de crescimento, ou na qual o diâmetro dos poros varia ligeiramente entre o lenho inicial e o lenho tardio.
maltase: Enzima que hidrolisa a maltose em glicose.
mancha ocelar: Também denominada estigma. Estrutura pigmentada, pequena, existente em organismos unicelulares flagelados e que é sensível à luz.
manitol: Uma das moléculas de reserva das algas pardas; um álcool.
matriz citoplasmática ou citossol: A parte menos diferenciada do citoplasma, quando vista em microscopia eletrônica, e a parte que circunda o núcleo e as diversas organelas. Também chamada hialoplasma.
medula: Tecido fundamental que ocupa o centro do caule ou da raiz, internamente ao cilindro vascular; geralmente consiste em parênquima.
mega- (do grego *megas,* grande): Prefixo que significa "grande".
megáfilo (do grego *megas,* grande + *phyllon,* folha): Uma folha geralmente grande, com muitas nervuras; seu traço foliar está associado com uma lacuna foliar; o contrário de microfilo.
megagametófito (do grego *megas,* grande + *gamos*, casar + *phyton,* planta): Em plantas heterosporadas, o gametófito feminino. Localiza-se dentro do óvulo das plantas com sementes.
megasporângio: Um esporângio no qual megásporos são produzidos. *Ver* nucelo.
megásporo: Em plantas heterosporadas, um esporo haplóide que se desenvolve em um gametófito feminino. Na maioria dos grupos vegetais, os megásporos são maiores que os micrósporos.
megasporócito: *Ver* célula-mãe de megásporo.
megasporofilo: Folha ou estrutura semelhante à folha que porta o megasporângio.
meiose (do grego *meioun,* tornar menor): As duas divisões nucleares sucessivas nas quais o número cromossômico é reduzido do nível diplóide ($2n$) para o haplóide (n), decorrendo na segregação dos genes; como resultado da meiose podem ser produzidos gametas ou esporos (em organismos com alternância de gerações).
membrana com permeabilidade diferencial: Membrana celular que permite a passagem de água mas bloqueia a passagem da maioria das substâncias dissolvidas.
membrana de pontoação: A lamela média e as duas paredes primárias entre um par de pontoações.
membrana plasmática ou plasmalema: Limite mais externo do protoplasto, próximo à parede celular e que consiste em uma única membrana. Também chamada de membrana celular.
membrana semipermeável: Uma membrana que é permeável à água mas não aos solutos.
membrana vacuolar: *Ver* tonoplasto.
meristema (do grego *merizein,* dividir): O tecido vegetal indiferenciado do qual se originam novas células.
meristema apical: O meristema no ápice da raiz ou caule numa planta vascular.
meristema de espessamento primário: Em certas monocotiledôneas, é o meristema responsável pelo aumento em espessura do eixo caulinar.
meristema fundamental (do grego *meristos,* divisível): O meristema primário ou tecidos meristemáticos que dão origem aos tecidos fundamentais.
meristema marginal: O meristema localizado ao longo da margem de um primórdio foliar e que forma o limbo.
meristema primário ou tecido meristemático primário: Tecido derivado do meristema apical. Há três tipos: a protoderme, o procâmbio e o meristema fundamental.
meristemas laterais: Meristemas que dão origem ao tecido secundário: o câmbio vascular e o câmbio da casca.
meso- (do grego *mesos,* meio): Prefixo que significa "no meio".
mesocarpo (do grego *mesos,* meio + *karpos,* fruto): A camada mediana do pericarpo (parede do ovário desenvolvido), situada entre o exocarpo e o endocarpo.
mesofilo: tecido fundamental (parênquima) de uma folha localizado entre as epidermes; as células do mesofilo geralmente contêm cloroplastos.
mesófita: (do grego *mesos,* meio + *phyton,* planta): Planta que requer abundante quantidade de água no solo e atmosfera relativamente úmida.
metabolismo (do grego *metabole,* mudança): A soma de todos os processos químicos que ocorrem dentro de uma célula ou organismo vivo.
metabolismo ácido das crassuláceas ou CAM: Uma variante da via C_4; o fosfoenol piruvato fixa o CO_2 em compostos C_4 à noite e então, durante o dia, o CO_2 fixado é transferido para a ribulose bifosfato do ciclo de Calvin, dentro da mesma célula. É característico da maioria das plantas suculentas tais como o cacto.
metáfase: A fase da mitose ou da meiose durante a qual os cromossomos posicionam-se no plano equatorial do fuso.
metaxilema (do grego *meta,* posterior): A porção do xilema primário que se diferencia depois do protoxilema. O metaxilema atinge a maturidade depois que a parte da planta na qual ele está localizado completou o seu alongamento.
micélio: (do grego *mykes,* fungo): Conjunto de hifas que constitui um fungo, um oomiceto ou uma quitrídia.
mico- (do grego *mykes,* fungo): Prefixo que significa "pertencente aos fungos".
micologia: O estudo dos fungos.
micorriza: Uma associação simbiótica entre certos fungos e raízes de plantas. Característica da maioria das plantas vasculares.
micro- (do grego *mikros,* pequeno): Prefixo que significa "pequeno".
microcorpo: Organela envolvida por uma membrana simples, contendo inúmeras enzimas; geralmente associa-se ao retículo endoplasmático. Peroxissomos e glioxissomos pertencem à categoria dos microcorpos.
microfibrila: Componente filiforme da parede celular, composta de moléculas de celulose, visível somente ao microscópio eletrônico.
microfilamento (do grego *mikros,* pequeno + latim *filum,* um filamento): Filamento longo, com espessura de 5 a 7 nanômetros, composto de actina. Desempenha um papel efetivo na sustentação citoplasmática. Também chamado F-actina ou filamento de actina.
microfilo (do grego *mikros,* pequeno + *phyllon,* folha): Uma folha pequena com uma nervura e um traço foliar não-associado com uma lacuna foliar; o contrário de megáfilo. Microfilos são característicos de Lycophyta.
microgametófito (do grego *mikros,* pequeno + *gamos,* casar + *phyton,* planta): Nas plantas heterosporadas, é o gametófito masculino.
micrômetro: Unidade de medida microscópica, conveniente para se referir a dimensões celulares. 1/1000 de um milímetro. É simbolizada como μm.

micronutrientes (do grego *mikros,* pequeno + latim *nutrire,* alimentar): Elementos químicos inorgânicos necessários para o crescimento das plantas apenas em quantidades muito pequenas (traços), tais como o ferro, o cloro, o cobre, o manganês, o zinco, o molibdênio e o boro.
micrópila: Nos óvulos das plantas com sementes, a abertura nos tegumentos, através da qual o tubo polínico normalmente penetra.
microsporângio: Esporângio no qual os microsporos são formados.
microsporo: Em plantas heterosporadas, o esporo que se desenvolve em um gametófito masculino.
microsporócito: *Ver* célula-mãe de microsporo.
microsporofilo: Um órgão semelhante a folha que porta um ou mais microsporângios.
microtúbulo (do grego *mikros,* pequeno + latim *tubulus,* tubinho): Túbulo estreito (cerca de 25 nanômetros de diâmetro), alongado, não-membranoso e de comprimento indefinido. Os microtúbulos ocorrem nas células de eucariontes. Eles movimentam os cromossomos na divisão celular e conferem estrutura interna aos cílios e flagelos.
mimecria (do grego *mimos,* imitar, fazer mímica): A semelhança superficial na forma, cor ou comportamento de certos organismos (mímicos) com outros poderosos e mais bem protegidos (modelos), resultando em proteção, por iludir os predadores, ou em alguma outra vantagem para o mímico.
mineral: Elemento químico ou composto inorgânico que ocorre naturalmente.
mitocôndria (do grego *mitos,* fio, filamento + *condrion,* grão pequeno): Organela delimitada por membrana dupla, encontrada em todas as células eucarióticas e que contém as enzimas do ciclo de Krebs e da cadeia transportadora de elétrons. Constitui a maior fonte de ATP em células não-fotossintetizantes.
mitose (do grego *mitos,* fio): O processo durante o qual os cromossomos duplicados dividem-se longitudinalmente, com a separação dos cromossomos-filhos, formando dois núcleos-filhos geneticamente idênticos; processo geralmente acompanhado por citocinese.
modelo mosaico fluido: Modelo estrutural da membrana no qual a membrana é constituída por uma dupla camada de lipídios onde proteínas globulares encontram-se embebidas.
mol: O nome para uma molécula-grama. O número de partículas em 1 mol de qualquer substância é sempre igual ao número de Avogadro: $6{,}022 \times 10^{23}$.
molde: Um modelo ou molde que guia a formação de um negativo ou complemento. Termo aplicado especialmente à duplicação de DNA, o qual é esclarecido nos termos da hipótese do molde (*template hypothesis*).
molécula polar: Uma molécula com extremidades carregadas positiva e negativamente.
molécula: A menor unidade possível de um composto, consistindo em dois ou mais átomos.
mono- (do grego *monos,* único): Prefixo que significa "um" ou "único".
monocariótico (do grego *monos,* único + *karyon,* caroço): Em fungos, o que tem um único núcleo haplóide em cada célula ou compartimento.
monocotiledônea: Planta cujo embrião tem um cotilédone. Uma das duas grandes classes de angiospermas, *Monocotyledoneae.*
monóico (do grego *monos,* único + *oikos,* casa): Planta que tem flores pistiladas ou estaminadas num mesmo indivíduo.
monossacarídeo (do grego *monos,* único + *sakharon,* açúcar): Açúcar simples, como açúcares de cinco e de seis carbonos, que não podem ser dissociados em açúcares menores.
-morfo, morfo- (do grego *morphe,* forma): Sufixo ou prefixo que significa "forma".
morfogênese: O desenvolvimento da forma.
morfologia (do grego *morphe,* forma + *logos,* tratado): O estudo da forma e seu desenvolvimento.
mRNA: *Ver* RNAm.
mucilagem: Substância viscosa formando uma bainha que cobre a superfície de muitas raízes.
mutação de ponto: Uma alteração em um dos nucleotídeos da molécula do DNA cromossômico.
mutação: Uma mudança herdável de uma forma alélica de um gene para outra.
mutagênico (do latim *mutare,* mudar + grego *genaio,* produzir): Um agente que aumenta a taxa de mutação.
mutante: Um gene mutado ou um organismo carregando um gene que sofreu mutação.
mutualismo: A convivência de dois ou mais organismos, numa associação que é mutuamente vantajosa.

NAD^+: *Ver* nicotinamida adenina dinucleotídeo.
$NADP^+$: *Ver* nicotinamida adenina dinucleotídeo fosfato.
nanoplâncton (do grego *nanos,* anão + *planktos,* errante): Plâncton com dimensões menores que 60* micrômetros.
não-septado: *Ver* asseptado.
nastismo: Movimento da planta que ocorre em resposta a um estímulo, mas cuja direção é independente da direção do estímulo.
nectário (do grego *nektar,* a bebida dos deuses): Nas angiospermas é uma glândula que secreta néctar, um fluido açucarado que atrai animais.
nervura: Feixe vascular que constitui uma das partes da trama de tecido condutor e de suporte de uma folha ou outro órgão expandido.
nêutron (do latim *neuter,* nenhum): Uma partícula não-carregada eletricamente, com uma massa ligeiramente maior do que aquela do próton, encontrada no núcleo atômico de todos os elementos exceto o do hidrogênio, no qual o núcleo consiste em um único próton.
nicho: O papel desempenhado por uma espécie particular no seu ecossistema.
nicotinamida adenina dinucleotídeo (NAD^+): Uma coenzima que funciona como um aceptor de elétrons em muitas reações de oxidação na respiração.
nicotinamida adenina dinucleotídeo fosfato ($NADP^+$): Uma coenzima que funciona como um aceptor de elétrons em muitas reações de redução na biossíntese; estrutura similar à NAD^+, exceto que esta contém um grupo fosfato extra.
nitrificação: Oxidação de íons amônio ou amônia a nitrato; processo realizado por uma bactéria específica, de vida livre no solo.
nível trófico: Um estágio no fluxo da energia através de um ecossistema, representado por um determinado grupo de organismos.
nó (do latim *nodus,* nó): A parte do caule onde estão inseridas uma ou mais folhas. *Ver* entrenó.
nó: Termo usado para referir-se ao alinhamento dos elementos celulares da madeira.
nódulos: Intumescimentos nas raízes das leguminosas e de algumas outras plantas colonizadas por bactérias simbióticas fixadoras de nitrogênio.
noz: Fruto seco, indeiscente, de revestimento duro e com uma semente. Geralmente é produzido a partir de um gineceu com mais de um carpelo fundido.
nucelo (do latim *nucella,* noz pequena): Tecido que compõe a porção principal do óvulo jovem, no qual o saco embrionário se desenvolve; equivalente ao megasporângio.
núcleo atômico: O âmago central de um átomo, contendo prótons e nêutrons, em torno do qual orbitam os elétrons.
núcleo primário do endosperma: O resultado da fusão de um núcleo espermático (gameta masculino) com os dois núcleos polares da célula central.
núcleo: (1) Um corpo especializado dentro da célula eucariótica delimitado por uma dupla membrana e contendo os cromossomos; (2) a parte central de um átomo de um elemento químico.
nucléolo (do latim *nucleolus,* pequeno núcleo): Um pequeno corpo esférico encontrado no núcleo das células eucarióticas. É composto principalmente de RNAr no processo de transcrição. É o sítio de produção dos ribossomos.
nucleoplasma: A substância fundamental do núcleo.
núcleos polares: Os dois núcleos derivados (em geral) um de cada pólo do saco embrionário e que se localizam na porção mediana neste. Eles

*N.T.: Este limite varia conforme o autor, mas a maioria dos especialistas considera correto este valor.

se fundem com um núcleo masculino (gameta) para formar o núcleo primário do endosperma (3*n*).
nucleotídeo: A unidade básica do ácido nucléico, composta de fosfato, um açúcar de cinco carbonos (ribose ou desoxirribose) e uma base púrica ou pirimídica.
número atômico: O número de prótons no núcleo de um átomo.

-óide (do grego *oides,* parecido, semelhante): Sufixo que significa "parecido" ou "semelhante a".
ontogenia (do grego *on,* o ser + *genesis,* origem): O desenvolvimento ou história da vida do todo ou de parte de um organismo.
oo- (do grego *oion,* ovo): Prefixo que significa "ovo".
oogamia: Reprodução sexuada na qual um dos gametas (a oosfera) é grande e imóvel e o outro gameta (o anterozóide) é menor e móvel.
oogônio: Estrutura sexuada feminina que contém uma ou várias oosferas.
oosfera: Gameta feminino imóvel; geralmente é maior que o gameta masculino da mesma espécie.
oósporo: Zigoto geralmente com parede espessa, característico dos oomicetos.
operador: Um segmento do DNA que interage com uma proteína repressora que regula a transcrição dos genes estruturais de um óperon.
opérculo (do latim *operculum,* tampa): Nos musgos, a tampa da cápsula.
óperon (do latim *opus, operis,* trabalho): No cromossomo bacteriano é um sítio de regulação gênica. Um segmento de DNA que consiste em um promotor, um operador e um grupo de genes estruturais adjacentes. Os genes estruturais, que codificam produtos relacionados a uma via bioquímica específica, são transcritos em uma única molécula de RNAm. Uma única proteína repressora reconhece e transcreve esta molécula de RNAm.
oposta: Termo aplicado a gemas ou folhas que ocorrem em pares no nó.
ordem: Categoria taxonômica situada entre classe e família. As classes contêm uma ou mais ordens e as ordens, por sua vez, podem ser constituídas de uma ou mais famílias. *Ver* classe.
organela (do grego *organella,* pequena ferramenta): Uma parte especializada da célula, revestida por uma membrana.
orgânico: Referente aos organismos vivos em geral, aos compostos formados por organismos vivos e à química dos compostos que contêm carbono.
organismo transgênico: É um organismo cujo genoma contém DNA, da sua ou de diferentes espécies, que foi modificado por métodos de engenharia genética.
organismo: Qualquer criatura viva individualmente, seja uni- ou multicelular.
órgão: Estrutura composta de diferentes tecidos, tais como raiz, caule, folha ou partes florais.
osmose (do grego *osmos,* impulso): A difusão da água ou qualquer solvente através de uma membrana com permeabilidade diferencial. Na ausência de outras forças, o movimento da água durante a osmose sempre será da região de maior potencial hídrico para aquela com menor potencial hídrico.
ovário (do latim *ovum,* um ovo): A porção basal alargada de um carpelo ou de um gineceu composto de carpelos fundidos. Um ovário desenvolvido, algumas vezes com outras partes soldadas, constitui o fruto.
ovário ínfero: Ovário que está soldado, completa ou incompletamente, ao hipanto. Os outros verticilos florais aparentemente se inserem acima do ovário.
ovário súpero: Ovário que está livre e separado do cálice.
óvulo (do latim *ovulum,* pequeno ovo): É a estrutura, nas plantas com sementes, que contém o gametófito feminino com a oosfera, rodeados pelo nucelo e um ou dois tegumentos. Após a fecundação, o óvulo transforma-se em semente.
oxidação: A perda de um elétron por um átomo ou molécula. Oxidação e redução (ganho de um elétron) ocorrem simultaneamente, pois um elétron perdido por um átomo é captado por outro. Reações de óxido-redução são importantes meios de transferência de energia nos sistemas vivos.
paleobotânica (do grego *palaios,* antigo): O estudo das plantas fósseis.
panícula (do grego *panicula,* tufo): Inflorescência na qual o eixo principal é ramificado (cacho composto) e cujos ramos decrescem da base para o ápice. O conjunto assume a forma cônica.
par de pontoações: Duas pontoações opostas mais a membrana de pontoação.
para (do grego *para,* ao lado de): Prefixo que significa "ao lado de".
paráfise (do grego *para,* ao lado de + *physis,* crescimento): Em certos fungos e algas pardas, um filamento estéril que cresce entre as células reprodutoras no corpo de frutificação.
paramilo: A molécula de reserva dos euglenóides.
parasita: Organismo que vive sobre ou dentro de um organismo de espécie diferente e obtém seus nutrientes a partir deste. A associação é benéfica para o parasita e prejudicial para o hospedeiro.
pareamento de cromossomos: Pareamento lado a lado de cromossomos homólogos.
parede celular: Camada rígida mais externa das células, encontrada em plantas, em alguns protistas e na maioria das bactérias.
parede primária: A camada de parede depositada durante o período de crescimento celular.
parede secundária: A camada mais interna da parede celular, formada em certas células após ter cessado o alongamento celular. As paredes secundárias têm uma estrutura microfibrilar altamente organizada.
parênquima (do grego *para,* junto a + *en,* em + *chein,* fluir): Tecido composto de células parenquimáticas.
parênquima paliçádico: Tecido foliar composto de células parenquimáticas colunares contendo cloroplastos; os eixos mais longos dessas células formam ângulos retos com a superfície foliar.
parênquima lacunoso: Tecido foliar composto de células contendo cloroplastos, frouxamente dispostas. Alguns autores usam a expressão parênquima esponjoso.
partenocarpia (do grego *parthenos,* virgem + *karpos,* fruto): O desenvolvimento de um fruto sem fecundação. Os frutos partenocárpicos em geral não têm sementes.
patogênico: Causador de doenças.
patógeno (do grego *pathos,* sofrimento + *genesis,* origem): Organismo que causa uma doença.
patologia: Estudo de doenças animais ou vegetais, seu efeito no organismo e seu tratamento.
pecíolo: Parte da folha que une o limbo ao caule. O sustentáculo da folha.
pectina: Composto orgânico complexo presente na camada intercelular e na parede primária da parede das células vegetais. Componente básico das geléias de frutas.
pedicelo: Pequena haste de uma flor individual numa inflorescência.
pedúnculo: A haste de uma inflorescência ou de uma flor solitária.
pêlos radiculares: Projeções tubulares das células epidérmicas da raiz na zona de maturação.
peptídeo: Dois ou mais aminoácidos unidos por ligações peptídicas.
perene (do latim *per,* através + *annus,* em um ano): Uma planta que persiste e produz estruturas reprodutivas ano após ano.
peri- (do grego *peri,* ao redor): Prefixo que significa ao redor ou em torno de.
perianto (do grego *peri,* ao redor de + *anthos,* flor): 1) As pétalas e sépalas consideradas em conjunto. 2) Em hepáticas folhosas, a bainha tubular ao redor do arquegônio e posteriormente o desenvolvimento do esporófito.
pericarpo (do grego *peri,* ao redor de + *karpos,* fruto): A parede do fruto que se desenvolve a partir da parede do ovário.
periciclo (do grego *peri,* em torno de + *kyklos,* círculo): Um tecido característico das raízes, que é limitado externamente pela endoderme e internamente pelo floema.
periclinal: Paralelo à superfície.
periderme (do grego *peri,* ao redor de + *derma,* pele): Tecido de proteção mais externo que substitui a epiderme quando esta é destruída durante o crescimento secundário; inclui felema, felogênio e feloderme.
perigenia (do grego *peri,* ao redor de + *gyne,* feminino): Forma de organização floral na qual as sépalas, pétalas e estames estão adnados ao hipanto margem da projeção do receptáculo em forma de taça, porém o ovário é súpero. À primeira vista parece que as sépalas, pétalas e estames estão unidos ao ovário.

perisperma (do grego *peri,* ao redor de + *sperma,* semente): Tecido acumulador de reservas derivado do nucelo e que ocorre nas sementes de algumas angiospermas.
peristômio (do grego *peri,* ao redor de + *stoma,* boca): Em musgos, a franja de dentes ao redor da abertura do esporogônio (cápsula).
peritécio: Ascoma esférico ou em forma de garrafa.
permeável (do latim *permeare,* passar através): Termo normalmente aplicado a membranas através das quais substâncias líquidas podem se difundir.
peroxissomo: Organela que tem importante papel no metabolismo do ácido glicólico associado com a fotossíntese; o local da fotorrespiração.
peso atômico: O peso de um átomo representativo de um elemento, relativamente ao peso de um átomo de carbono ^{12}C, ao qual se atribuiu o valor 12.
peso molecular: O peso relativo de uma molécula, comparado com o peso molecular da forma mais comum do átomo de carbono (12). A soma dos pesos relativos de átomos em uma molécula.
pétala: Parte de uma flor geralmente conspícua e colorida. Uma das unidades da corola.
pH: Um símbolo que denota a concentração relativa de íons hidrogênio em uma solução. Os valores de pH variam de 0 a 14, e quanto menor o valor de pH, maior a acidez da solução, ou seja, contém maior número de íons hidrogênio; pH 7 é neutro, menor que 7 é ácido e maior que 7 é alcalino.
pigmento: Substância que absorve luz, freqüentemente de forma seletiva.
pigmento acessório: É um pigmento que capta a energia luminosa e a transfere para a clorofila *a*.
píleo (do latim *pileus,* capuz): Parte superior de muitos cogumelos (basidiomicetos), costumeiramente referido como chapéu; também em certos ascomicetos.
pina (do latim *pinna,* pena, pluma): Uma divisão primária (folíolo) de uma folha composta ou fronde. Pode ser dividida em pínulas.
pinocitose: *Ver* endocitose.
pirâmide de energia: Relações energéticas entre os diversos níveis alimentares envolvidos numa cadeia alimentar em particular. Os autotróficos (na base da pirâmide) representam a maior quantidade disponível de energia; os herbívoros vêm a seguir; depois os carnívoros primários, carnívoros secundários e assim por diante. Pirâmides similares quanto à massa, tamanho e número também ocorrem em comunidades naturais.
pirenóide (do grego *pyren,* o caroço de um fruto + *oides,* semelhante a): Regiões diferenciadas do cloroplasto que são centros de formação de amido nas algas verdes e nos antóceros.
pistilada: *Ver* carpelada.
pistilo (do latim *pistillum,* pistilo): Termo usado algumas vezes para se referir ao carpelo isolado ou a um grupo de carpelos soldados.
placa: Área clara numa faixa de células, resultante da morte ou lise de células contíguas, devido ao ataque de vírus.
placa celular: Estrutura que se forma na região mediana do fuso, nas células vegetais em divisão e em algumas algas verdes, durante o início da telófase. A placa celular posteriormente transforma-se em lamela média.
placa crivada: A região da parede do elemento de tubo crivado que contém uma ou mais áreas crivadas altamente diferenciadas.
placa de perfuração: Parte da parede de um elemento de vaso que é perfurada.
placenta (do latim *placenta,* torta de farinha e mel): A parte da parede do ovário à qual se prendem os óvulos ou sementes.
placentação: O modo de união do óvulo na parede interna do ovário.
plâncton (do grego *planktos,* errante): Organismos aquáticos, livre-flutuantes e geralmente microscópicos.
plantas de dias curtos: Plantas que precisam ser expostas a períodos de luz menores do que um tamanho crítico para que o florescimento ocorra. Essas plantas normalmente florescem no outono.
plantas de dias longos: Plantas que, para florescer, precisam ser expostas a períodos de luz mais longos do que um período crítico. Essas plantas florescem na primavera e no verão.
plantas de dias neutros: Plantas que florescem independentemente do comprimento do dia.
plântula: Esporófito jovem, que se desenvolve a partir de uma semente germinada.
-plasma, plasmo-, -plasto (do grego *plasma,* forma, molde): Prefixo ou sufixo que significa "formado" ou "moldado". Exemplos são: protoplasma ("primeiro molde", matéria viva) e cloroplasto ("formado de verde").
plasmídeo: Fragmento relativamente pequeno de DNA, que pode existir livre no citoplasma de uma bactéria e também pode ser integrado e então replicar-se junto com um cromossomo. Os plasmídeos constituem cerca de 5% do DNA de muitas bactérias, mas são raros nos eucariontes.
plasmodesma (do grego *plasma,* forma, + *desma,* ligação): Filamento citoplasmático diminuto, que se estende através de aberturas nas paredes celulares e liga os protoplastos de células vivas adjacentes.
plasmódio: Estágio no ciclo de vida dos mixomicetos. Massa de protoplasma multinucleado envolto apenas por uma membrana.
plasmogamia (do grego *plasma,* forma + *gamos,* casamento, união): União dos protoplastos de gametas que não é acompanhada pela união de seus núcleos.
plasmólise (do grego *plasma,* forma + *lyses,* uma perda): A separação do protoplasto da parede celular, devido à saída da água do protoplasto por osmose.
plastídeo: Organela nas células de certos grupos de eucariontes que é o sítio de atividades como a biossíntese e armazenagem de substâncias. Os plastídeos são delimitados por duas membranas.
pleiotropia (do grego *pleros,* mais + *trope,* curvatura): A capacidade que um dado gene possui de afetar mais de uma característica fenotípica.
plúmula (do latim *plumula,* pena pequena): A primeira gema de um embrião. A porção do eixo caulinar jovem acima dos cotilédones.
pneumatóforos (do grego *pneuma,* respiração + *phoros,* que leva ou conduz algo): Extensões dos sistemas radiculares, com geotropismo negativo, de algumas árvores que crescem em habitats pantanosos. Os pneumatóforos crescem para cima e para fora d'água e provavelmente têm a função de assegurar uma aeração adequada.
pólen (do latim *pollen,* poeira fina): Termo coletivo para os grãos de pólen.
poli- (do grego *polys,* muitos): Prefixo que significa "muitos".
poliembrionia: É a ocorrência de mais de um embrião em desenvolvimento na semente.
polimerização: A união química de monômeros, tais como a glicose ou nucleotídeos, para formar polímeros como o amido ou os ácidos nucléicos.
polímero: Uma grande molécula composta de várias subunidades moleculares semelhantes.
polinização cruzada: A transferência do pólen da antera da flor de uma planta para o estigma da flor de outra planta.
polinização: Nas angiospermas, é a transferência do pólen de uma antera para o estigma. Nas gimnospermas é a transferência do pólen de um estróbilo masculino diretamente para um óvulo.
polinucleotídeo: Uma molécula de DNA ou RNA de filamento único.
polipeptídeo: Uma molécula composta de aminoácidos ligados entre si por pontes peptídicas, de complexidade menor que a de uma proteína.
poliplóide: Refere-se a um organismo, tecido ou célula com mais de dois complementos cromossômicos completos.
polissacarídeo: Polímero composto de muitas unidades monossacarídicas unidas em uma longa cadeia, como o glicogênio, o amido e a celulose.
polissomo ou polirribossomo: Um agregado de ribossomos envolvidos ativamente na tradução de uma mesma molécula de RNA, uma após outra.
pomo (do francês *pomme,* maçã): Fruto simples, carnoso, cuja porção externa é formada pelas partes florais (hipanto) que circundam o ovário e se expandem com o crescimento do fruto. É encontrado apenas numa subfamília das Rosaceae (maçãs, pêras, marmelo, piracanto etc.).
ponte de hidrogênio: Ligação química fraca entre um átomo de hidrogênio, ligado a um átomo de oxigênio ou nitrogênio, e outro átomo de oxigênio ou nitrogênio.
pontoação: Cavidade reentrante da parede celular e onde a parede secundária não se forma.
pontoação areolada: Pontoação na qual a parede secundária arqueia-se sobre a membrana de pontoação.

pontoação simples: Pontoação que não apresenta um arqueamento da parede secundária sobre ela. Diferente de pontoação areolada.
ponto de murcha permanente: Porcentagem de água que permanece no solo quando a planta não consegue mais se recuperar de um estado de murcha, mesmo se colocada em uma câmara úmida.
população: Qualquer grupo de indivíduos, geralmente de uma única espécie, que ocupam uma dada área ao mesmo tempo.
pós-maturação: Termo aplicado a mudanças metabólicas que devem ocorrer em algumas sementes dormentes antes que a germinação possa ocorrer.
potencial do soluto: *Ver* potencial osmótico.
potencial hídrico: Uma soma algébrica do potencial de solutos e do potencial de pressão ou pressão de parede. Uma energia potencial hídrica.
potencial osmótico: A mudança na energia livre ou potencial químico da água produzida pelos solutos. Carrega um sinal negativo (menos); também chamado de potencial do soluto.
potencial químico: A atividade ou energia livre de uma substância química; depende da velocidade média de movimentação das moléculas e da concentração de moléculas.
pressão da raiz: A pressão desenvolvida nas raízes como resultado da osmose, que causa gutação de água nas folhas e exsudação nos ramos cortados.
pressão de parede: A pressão da parede celular exercida contra o protoplasto túrgido; é oposta e igual à pressão de turgor.
pressão de turgor (do latim *turgor,* intumescimento): A pressão no interior da célula resultante da entrada de água nesta.
pressão osmótica: O potencial de pressão que pode ser desenvolvido por uma solução que está separada da água pura por uma membrana semipermeável ou com permeabilidade diferencial. É um índice da concentração de soluto da solução.
primeira lei de Mendel: Os fatores para um par de características são separados e somente um pode ser carregado por um determinado gameta (segregação genética).
primórdio (do latim *primus,* primeiro + *ordiri,* começar a tecer): Uma célula ou órgão no seu estádio mais jovem de diferenciação.
primórdio foliar (do latim *primordium,* primórdio): Crescimento lateral a partir do meristema apical que formará uma folha.
pro-, pró- (do grego *pro,* antes): Prefixo que significa "anterior" ou "antes de".
pró-embrião: Embrião nos estágios iniciais de desenvolvimento, antes de se tornarem distintos o embrião propriamente dito e o suspensor.
procâmbio (do latim *pro,* antes + *cambiare,* trocar): Tecido meristemático primário que dá origem aos tecidos vasculares primários.
procarionte (do grego *pro,* antes + *karyon,* miolo): Célula cujo núcleo e cujas organelas não são delimitados por membranas. Uma bactéria.
profago: Unidades não-infecciosas do fago ligadas ao cromossomo bacteriano e que se multiplicam com a bactéria em crescimento e em divisão, mas não causam a sua lise. Profago é um estágio no ciclo de vida de um fago temperado.
prófase (do grego *pro,* antes + *phasis,* forma): Um estágio inicial da divisão nuclear, caracterizado pelo encurtamento e espessamento dos cromossomos, bem como do seu movimento para a placa metafásica.
promotor: Um segmento específico de DNA ao qual a RNA-polimerase se liga, a fim de iniciar a transcrição de RNAm a partir de um óperon.
proplastídio: Corpúsculo auto-replicante no citoplasma e do qual se desenvolve um plastídeo.
protalo: Em plantas vasculares homosporadas, tais como as samambaias, o gametófito fotossintetizante, mais ou menos independente.
protease: Uma enzima que digere proteína pela hidrólise das ligações peptídicas. As proteases são também chamadas de peptidases.
proteína (do grego *proteios,* primária): Composto orgânico complexo formado por muitos (100 ou mais) aminoácidos, unidos por ligações peptídicas.
proteína de transporte: É uma proteína de membrana específica, responsável pela transferência de solutos através das membranas. São agrupadas em três grandes classes: bombeadoras, carregadoras e canais.
proteína P: Proteína do floema. Substância protéica encontrada nas células do floema das angiospermas, especialmente nos elementos de tubo crivado. Antigamente era chamada (erroneamente) de corpo mucilaginoso ou tampão mucilaginoso.
proteínas integrais de membrana: São proteínas globulares que atravessam a dupla camada lipídica das membranas celulares. Algumas estendem-se através da dupla camada lipídica como uma única alfa hélice e outras como alfa hélices múltiplas.
protista: membro do reino Protista.
proto (do grego *protos,* primeiro): Prefixo que significa "primeiro"; por exemplo: Protozoa = "primeiros animais".
protoderme (do grego *protos,* primeiro + *derma,* pele): Tecido meristemático primário que dá origem à epiderme.
próton: Uma partícula subatômica, ou elementar, com uma única carga elétrica positiva, igual em magnitude à carga de um elétron e com uma massa igual a 1. O componente básico de qualquer núcleo atômico.
protonema (do grego *protos,* primeiro + *nema,* filamento): O primeiro estágio em desenvolvimento do gametófito de musgos e certas hepáticas. Os protonemas podem ser filamentosos ou talosos.
protoplasma: Termo geral para a substância viva de todas as células, exceto para suas organelas.
protoplasto: O protoplasma de uma célula individual. Nas plantas refere-se à unidade de protoplasma dentro da parede celular.
protostelo (do grego *protos,* primeiro + *stele,* coluna): O tipo mais simples de estelo, consistindo em uma coluna sólida de tecido vascular.
protoxilema: A primeira parte do xilema primário que amadurece durante o alongamento do órgão vegetal no qual se encontra.
protuberância foliar: Protrusão lateral abaixo do meristema apical. Representa o estádio inicial no desenvolvimento de um primórdio foliar.
proximal (do latim *proximus,* perto): Situado próximo ao ponto de referência, geralmente a parte principal do corpo ou o ponto de inserção. Oposto de distal.
pseudo- (do grego *pseudes,* falso): Prefixo que significa "falso".
pseudoplasmódio: Massa multicelular formada por células amebóides individualizadas, representando a fase de agregação do ciclo de vida dos organismos pseudoplasmodiais.
pulvino: Espessamento semelhante a uma articulação na base do pecíolo de uma folha ou peciólulo de um folíolo, desempenhando um papel nos movimentos da folha ou folíolo.

quantassomo (do latim *quantus,* quanto + grego *soma,* corpo): Grânulos localizados nas superfícies mais internas das lamelas do cloroplasto. Acredita-se que estão envolvidos nas reações fotodependentes da fotossíntese.
quantum: Unidade mínima de energia luminosa.
quiasma (do grego *chiasma,* uma cruz): Figura em forma de X decorrente do encontro de duas cromátides não irmãs de cromossomos homólogos. O local do *crossing-over.*
quimioautotróficos: Refere-se às bactérias que são capazes de elaborar seus próprios alimentos básicos, utilizando a energia liberada por reações inorgânicas específicas.
quitina (do grego *chiton,* túnica): Polissacarídeo rígido e resistente, contendo nitrogênio. Forma as paredes celulares de certos fungos, o exoesqueleto dos artrópodos e a cutícula epidérmica de certas estruturas superficiais em alguns protistas e animais.

racemo (do latim *racemus,* cacho de uvas): Inflorescência indeterminada, na qual o eixo principal é alongado, mas as flores encontram-se em pedicelos que são de igual comprimento.
radiação adaptativa: É a evolução de um tipo de organismo em diversas formas divergentes, cada qual especializada para adaptar-se a numerosos tipos de vida.
radialmente simétrica (flor): *Ver* actinomorfa.
radícula (do latim *radix,* raiz): Raiz embrionária.
radioisótopo: Um isótopo instável de um elemento que decai ou se desintegra espontaneamente, emitindo radiação. Também chamado um isótopo radioativo.

rafe (do grego, *raphe,* sutura): 1) Sulco ou cicatriz nas sementes, formado pela junção do funículo do óvulo no tegumento destas. É freqüente em óvulos anátropos. 2) Ranhura na concha (frústula) de uma diatomácea.
ráfides (do grego *rhaphis,* agulha): Cristais de oxalato de cálcio, finos, pontiagudos e aciculares, reunidos em feixe e encontrados no vacúolo de muitas células vegetais.
raio medular: *Ver* região interfascicular.
raios vasculares: Faixas de tecido parenquimático, semelhantes a fitas, que se estendem radialmente através do lenho, atravessando o câmbio, para o interior do floema secundário. São sempre produzidos pelo câmbio vascular.
raiz: Eixo de uma planta, geralmente descendente e subterrâneo, que serve para ancorar a planta, absorver e conduzir água e sais minerais para o seu interior.
raiz escora: Raiz adventícia que se origina do caule, acima do nível do solo, e auxilia na sustentação da planta. É comum em muitas monocotiledôneas, por exemplo na planta de milho (*Zea mays*).
raiz lateral: Raiz que se origina de uma outra, mais antiga. É também chamada de ramificação de raiz, ou raiz secundária, se a mais antiga for a raiz primária.
raiz pivotante: Diz-se da raiz primária de uma planta, formada como continuação direta do ápice da radícula do embrião. Forma uma raiz principal vigorosa, da qual se originam raízes laterais menores.
raiz primária: A primeira raiz da planta, desenvolvendo-se como uma continuação do ápice da raiz ou radícula do embrião. Nas gimnospermas e dicotiledôneas ela torna-se a raiz principal.
raiz secundária: *Ver* raiz lateral, que é o termo mais correto.
ramificação da raiz: *Ver* raiz lateral.
raque (do grego *rachis,* coluna vertebral): 1) Eixo principal de uma espiga. 2) O eixo de uma folha de pteridófita (fronde) do qual as pinas se originam. 3) Em folhas compostas, a extensão do pecíolo correspondente à nervura mediana de uma folha inteira.
reação de Hill: Liberação de oxigênio e fotorredução de um aceptor de elétrons artificial em preparações de cloroplastos, na ausência de CO_2.
reação química: O estabelecimento ou quebra de ligações químicas entre átomos ou moléculas.
reações acopladas: Reações nas quais a energia química exigida está associada à energia química liberada por outras reações.
reações no claro: Reações da fotossíntese que necessitam de luz e que não podem ocorrer no escuro. O termo preferido é "reações dependentes de luz".
reações no escuro: Nas células fotossintetizantes, são as reações enzimáticas responsáveis pela síntese de glicose a partir de CO_2, ATP e NADPH; o termo "reações independentes de luz" é o mais utilizado.
receptáculo: Aquela parte do eixo do pedúnculo da flor que sustenta os órgãos florais.
recessivo: Diz-se de um gene cuja expressão fenotípica é mascarada no heterozigoto por um alelo dominante. Heterozigotos são fenotipicamente indistinguíveis de homozigotos dominantes.
recombinação gênica: A ocorrência de combinações de genes na descendência, as quais diferem das combinações presentes nos progenitores.
redução (do latim *reducto,* trazer de volta): Ganho de um elétron por um átomo. A redução ocorre simultaneamente com a oxidação (a perda de um elétron por um átomo), pois um elétron que é perdido por um átomo é captado por outro.
região de transição: Região do corpo primário da planta que mostra características intermediárias entre estruturas de raiz e de caule.
região interfascicular: Tecido situado entre os feixes vasculares do caule. Também chamado raio medular.
região organizadora do nucléolo: Uma área especial em certo cromossomo associada com a formação do nucléolo.
regular (flor): *Ver* actinomorfa.
reino: Uma das seis categorias taxonômicas principais. Por exemplo: Eubacteria ou Plantae.
relógio biológico (do grego *bios,* vida + *logos,* discurso): Mecanismo interno de marcação do tempo que governa o ritmo biológico natural de um organismo.
replicar: Produzir um cópia muito parecida. Utilizado para indicar a produção de uma cópia de DNA idêntica ou semelhante à molécula original ou de uma cromátide irmã.
repressor: Uma proteína que regula a transcrição de DNA. Isto ocorre devido a uma inibição da ligação da RNA-polimerase com o promotor, inibindo a transcrição gênica. *Ver* operador.
reprodução assexuada: Qualquer processo reprodutivo, tal como fissão ou brotamento, que não envolve a união de gametas.
reprodução sexuada: Fusão de gametas seguida de meiose e recombinação em algum momento do ciclo de vida.
reprodução vegetativa: 1) Em angiospermas, é o processo de reprodução por outro mecanismo que não a produção de sementes (apomixia). 2) Em outros organismos, é a reprodução através de esporos vegetativos, fragmentação ou divisão de células somáticas. A não ser que ocorra uma mutação, cada célula-filha ou indivíduo descendente é geneticamente igual a seu ancestral.
respiração: Processo intracelular no qual as moléculas, particularmente o piruvato, são oxidadas, com a liberação de energia no ciclo de Krebs. A quebra completa do açúcar ou outros compostos orgânicos em dióxido de carbono e água é chamada respiração aeróbica, apesar de os primeiros passos deste processo serem anaeróbicos.
respiração aeróbica: *Ver* respiração.
retículo endoplasmático: Sistema de membranas tridimensional, complexo, de tamanho indefinido, presente nas células eucarióticas. Divide-se em compartimentos e canais. Aquelas porções que estão com densa cobertura de ribossomos são denominadas retículo endoplasmático rugoso, e aquelas com poucos ribossomos são denominadas retículo endoplasmático liso.
retrocruzamento: O cruzamento de um híbrido com um de seus ancestrais ou com um organismo geneticamente equivalente; um cruzamento de um indivíduo, cujos genes estão sendo testados, com um outro que é homozigoto para todos os genes recessivos envolvidos no experimento.
retroinibição: Mecanismo de controle no qual o aumento na concentração de certa molécula inibe a síntese posterior desta mesma molécula.
ribose: Açúcar com cinco carbonos, um componente do RNA.
ribossomo: Partículas pequenas compostas de proteínas e RNA. É o sítio da síntese protéica.
ritmos circadianos (do latim *circa,* ao redor + *dies,* um dia): Ritmos regulares de crescimento e atividade que ocorrem em aproximadamente 24 horas.
rizóbio (do grego *rhiza,* raiz + *bios,* vida): Bactérias do gênero *Rhizobium* ou *Bradyrhizobium,* as quais podem estar associadas com plantas leguminosas numa relação simbiótica que resulta na fixação de nitrogênio.
rizóides (do grego *rhiza,* raiz): 1) Extensões ramificadas, semelhantes a raízes, encontradas em fungos e algas, que absorvem água, alimento e nutrientes. 2) Estruturas semelhantes a pêlos radiculares que ocorrem nos gametófitos de hepáticas, musgos e em algumas plantas vasculares.
rizoma: Caule subterrâneo mais ou menos horizontal.
RNA: *Ver* ácido ribonucléico.
RNA mensageiro (RNAm): Tipo de RNA que transfere a informação genética do gene para os ribossomos, onde ela é traduzida em proteínas.
RNA transportador (RNAt): RNA de baixo peso molecular que se liga a um aminoácido, levando-o à correta posição no ribossomo onde se realiza a síntese de proteínas; existe no mínimo uma molécula de RNAt para cada aminoácido.
RNAm: *Ver* RNA mensageiro.
RNAr: RNA ribossômico. RNA que compõe parte do ribossomo.
RNAt: *Ver* RNA transportador.
rotação de cultura: Uma prática de usar diferentes culturas em uma sucessão regular para ajudar o controle de insetos e doenças, aumentar a fertilidade dos solos e diminuir a erosão.
rubisco: RuBP carboxilase. A enzima que catalisa a reação inicial do ciclo de Calvin, envolvida na fixação de dióxido de carbono na ribulose 1,5 bisfosfato (RuBP).
sacarase: É uma enzima que hidrolisa a sacarose em glicose e frutose. Também é chamada invertase.

sacarose: É um dissacarídeo (glicose + frutose) encontrado em muitas plantas. É a forma primária na qual o açúcar produzido pela fotossíntese é translocado.
saco embrionário: O gametófito feminino das angiospermas, geralmente uma estrutura com sete células, mas octonucleada. As sete células são a oosfera, as duas sinérgides, as três antípodas (cada uma destas células tem apenas um núcleo) e a célula central (com dois núcleos).
saco polínico: Cavidade numa antera que contém os grãos de pólen.
sâmara: Fruto simples, seco, indeiscente, com uma ou duas sementes e com o pericarpo portando projeções aliformes.
sapróbio ou saprobionte (do grego *sapros,* putrefato + *bios,* vida): Um organismo que obtém seu alimento diretamente da matéria orgânica morta.
savana: Campo graminoso contendo árvores e arbustos esparsos.
segregação: É a separação dos cromossomos (e dos genes) provenientes de parentais diferentes na meiose. É a primeira lei de Mendel.
segregação independente: *Ver* segunda lei de Mendel.
segunda lei de Mendel: A herança de um par de características é independente da herança simultânea de outras características, segregando-se as mesmas independentemente como se nenhuma outra estivesse presente. (Esta lei foi posteriormente modificada quando do descobrimento do fenômeno da ligação.)
seiva: Nome aplicado ao fluido contido nos elementos de xilema ou de floema.
seleção artificial: O cruzamento de organismos selecionados para produzir linhagens com características desejadas.
seleção natural: A reprodução diferencial de genótipos baseada em sua constituição genética.
semente: Estrutura formada pela maturação do óvulo fanerógena após a sua fecundação.
sépala (do latim *sepalum,* uma cobertura): Uma das estruturas florais mais externas; a unidade do cálice. As sépalas em geral protegem as outras partes florais no botão.
septado (do latim *septum,* cerca): Dividido em células ou compartimentos, por paredes transversais.
séssil (do latim *sessilis,* ajustado para assentamento, baixo, reduzido): Aderido diretamente pela base. Refere-se à folha sem pecíolo ou a uma flor ou fruto sem pedicelo.
seta (do latim *seta,* haste): Nas briófitas, a haste que sustenta a cápsula. Faz parte do esporófito.
sifonáceo (do grego *siphon,* tubo, cano): Em algas, células multinucleadas sem paredes transversais. Cenocítico.
sifonostelo (do grego *siphon,* tubo, cano + *stele,* coluna): Tipo de estelo constituído por um cilindro de tecido vascular preenchido centralmente por um parênquima.
síliqua (do latim *siliqua,* vagem): Fruto simples, seco, deiscente, característico da família da mostarda (Brassicaceae). Separa-se em duas valvas a partir da base, deixando as placentas em um falso septo (replo).
simbiose (do grego *syn,* junto com + *bios,* vida): Dois ou mais organismos distintos que vivem juntos, em estreita associação. Inclui o parasitismo (no qual a associação é nociva para um dos organismos) e o mutualismo (no qual a associação é vantajosa para todos).
simetria bilateral (flor com): *Ver* zigomórfica.
simplasto (do grego *syn,* junto com + *plastos,* moldado): São os protoplastos interconectados através de seus plasmodesmas. O movimento de substâncias no simplasto é chamado de movimento simplástico ou transporte simplástico.
simpódio: Feixe caulinar e seus traços foliares associados.
sin-, sim- (do grego *syn,* junto com): Prefixo que significa "junto".
sinapse (do grego *synapsis,* um contrato ou união): O emparelhamento de cromossomos homólogos que ocorre pouco antes da divisão meiótica. O *crossing-over* ocorre durante a sinapse.
sincronização: Processo pelo qual a repetição periódica da luz e do escuro, ou de algum outro ciclo externo, leva um ritmo circadiano a manter-se sincronizado ao ritmo deste fator modificador ou sincronizador.
sinérgides: Duas células de vida curta, situadas perto da oosfera no saco embrionário maduro do óvulo das angiospermas.
singamia (do grego *syn,* junto com + *gamos,* casamento): *Ver* fecundação.
síntese: A formação de uma substância mais complexa a partir de substâncias simples.
sistema axial: No xilema secundário e floema secundário, o termo aplica-se ao conjunto de células derivadas das iniciais fusiformes cambiais. O maior ei-xo dessas células está orientado em relação ao eixo principal da raiz ou caule. Também denominado sistema longitudinal e sistema vertical.
sistema caulinar: As porções aéreas, tais como caule e folhas, de uma planta vascular.
sistema de endomembranas: Termo coletivo para as membranas celulares que formam um todo (membrana plasmática, tonoplasto, retículo endoplasmático, corpúsculos de Golgi e carioteca).
sistema fundamental: Todos os tecidos exceto a epiderme (ou periderme) e os tecidos vasculares.
sistema radial: É o termo aplicado a todos os raios no xilema secundário e floema secundário. Suas células derivam das iniciais radiais. É também denominado sistema horizontal.
sistema tissular: Um tecido ou grupo de tecidos organizados em uma unidade estrutural e funcional em uma planta ou órgão vegetal. Há três sistemas de tecidos: dérmico, vascular e fundamental.
sistema tissular dérmico: A epiderme ou a periderme.
sistema tissular fundamental: *Ver* sistema fundamental.
sistema vascular: Todos os tecidos vasculares em seus arranjos específicos em uma planta ou em um órgão vegetal.
sistemática: Estudo científico dos tipos e diversidade de organismos e das relações entre eles.
solução: Geralmente é uma dispersão líquida e nesta as moléculas da substância dissolvida, o soluto (por exemplo, açúcar), estão dispersas entre as moléculas do solvente (por exemplo, água).
soluto: Qualquer substância em uma solução.
sorédio (do grego *soros,* multidão): Unidade reprodutora dos liquens, que consiste em algumas células de algas verdes ou de cianobactérias envolvidas por hifas de fungos.
soro (do grego *soros,* amontoado): Um grupo ou conjunto de esporângios ou esporos.
sub- (do latim *sub,* sob, embaixo): Prefixo que significa "inferior" ou "abaixo". Por exemplo: subepidérmico, "situado abaixo da epiderme".
súber ou **felema:** Tecido secundário produzido pelo câmbio da casca; constituído por células poligonais, mortas quando maduras, cujas paredes são infiltradas por suberina, material ceroso ou gorduroso resistente à passagem de gases e vapor d'água. Porção externa da periderme.
suberina (do latim *suber,* a cortiça do carvalho): Material lipídico, encontrado nas paredes celulares do súber e na estria de Caspary da endoderme.
subespécie: A subdivisão taxonômica primária de uma espécie. Variedades são usadas como equivalente a subespécies por alguns botânicos ou subespécies podem ser divididas em variedades.
substância ergástica: Produto passivo do protoplasto. Produto de reserva ou resíduo do metabolismo.
substrato (do latim *substratus,* estar embaixo): 1) É o que serve de base para a fixação de um organismo. 2) A substância à qual se liga uma enzima.
sucessão: Em ecologia, é a progressão ordenada de mudanças na composição da comunidade, que ocorre durante o desenvolvimento da vegetação em qualquer área, desde a colonização inicial até o estabelecimento do clímax típico de uma dada área geográfica.
suco celular: O conteúdo fluido dentro do vacúolo.
suculenta: Planta com caules ou folhas carnosos, os quais acumulam água.
suspensão: Dispersão heterogênea na qual a fase dispersa consiste em partículas sólidas, suficientemente grandes para serem sedimentadas pela ação da gravidade e separadas do meio fluido de dispersão.
suspensor: Estrutura na base do embrião em muitas plantas vasculares. Em algumas plantas, ele empurra o embrião para dentro do tecido rico em nutrientes do gametófito feminino.

taiga: A floresta de coníferas setentrional.
talo (do grego *thallos,* rebento): Tipo de estrutura não diferenciada em raiz, caule ou folha. A palavra *talo* foi usada comumente quando algas e fungos eram considerados plantas, com o propósito de distinguir sua construção

simples. Refere-se também a certos gametófitos, produzidos por esporófitos com corpos diferenciados, e os gametófitos elaborados das briófitas.
talófita: Termo anteriormente usado para designar coletivamente algas e fungos. Atualmente está quase totalmente abandonado.
tampão de mucilagem: *Ver* proteína P.
tapete (do grego *tapes,* tapete): Tecido nutritivo no esporângio, particularmente na antera.
taxa de duplicação: Período de tempo necessário para uma população de dado tamanho dobrar o seu número.
táxon: Termo geral para qualquer uma das categorias taxonômicas, tais como espécie, classe, ordem ou divisão.
taxonomia (do grego *taxis,* ordenamento + *nomos,* lei): Ciência da classificação dos organismos.
tecido: Grupo de células semelhantes organizadas dentro de uma unidade funcional ou estrutural.
tecidos primários: Células derivadas dos meristemas apicais e tecidos meristemáticos primários da raiz e do caule, em oposição a tecidos secundários derivados do câmbio. O crescimento primário resulta em um aumento de comprimento.
tecidos secundários: Tecidos produzidos pelo câmbio vascular e câmbio da casca.
tegumento(s): A(s) camada(s) de tecido que envolve(m) o nucelo de um óvulo. Forma posteriormente o revestimento da semente.
tegumento da semente: A camada mais externa da semente, formada a partir dos tegumentos do óvulo.
télio: A estrutura que produz teliosporos nos fungos referidos como ferrugens.
teliosporo: Esporo de parede espessa, encontrado nos fungos referidos como ferrugens, no qual ocorrem a cariogamia e a meiose e do qual se desenvolvem os basídios.
telófase: O último estágio da mitose e da meiose, durante o qual os cromossomos tornam a organizar-se em dois novos núcleos distintos.
teoria (do grego *theorein,* olhar): Hipótese bem testada. Hipótese improvável de ser rejeitada por evidência posterior.
tépala: Uma das unidades do perianto quando este não está diferenciado em cálice e corola.
termodinâmica (do grego *therme,* calor + *dynamis,* força): É o estudo das trocas de energia, usando o calor como a forma mais conveniente de medida de energia. A primeira lei da termodinâmica estabelece que, em todos os processos, o total de energia do universo permanece constante. A segunda lei da termodinâmica estabelece que a entropia, ou grau de aleatoriedade, tende a crescer.*
tétrade: Grupo de quatro esporos formados por meiose da célula-mãe de esporos.
tetraplóide (do grego *tetra,* quatro + *ploos,* dobro): O dobro do número usual, ou diplóide ($2n$), de cromossomos (ou seja, $4n$).
tetrasporângio (do grego *tetra,* quatro + *spora,* semente + *angeion,* urna): Em certas algas vermelhas, um esporângio no qual ocorre a meiose, resultando na produção de tetrásporos.
tetrásporos (do grego *tetra,* quatro + *spora,* semente): Em certas algas vermelhas, os quatro esporos formados pela divisão meiótica da célula-mãe de esporo no tetrasporângio.
tetrasporófito (do grego *tetra,* quatro + *spora,* semente, + *phyton,* planta): Em certas algas vermelhas, um indivíduo diplóide que produz tetrasporângios.
textura: Em madeira, refere-se ao diâmetro relativo e à variação em diâmetro dos elementos nas camadas de crescimento.
tiamina: É uma base pirimídica, que ocorre no DNA, mas não no RNA. *Ver também* uracila.
tigmotropismo (do grego *thigma,* tocar): Resposta ao contato com um objeto sólido.
tilacóide (do grego *thylakos,* saco + *oides,* parecido): Uma estrutura membranosa em forma de saco, presente nas cianobactérias e nos cloroplastos dos organismos eucariontes. Nos cloroplastos, as pilhas de tilacóides formam os grana e a clorofila é encontrada dentro dos tilacóides.

*N.T.: No original o conceito está invertido e *errado.*

tilos (do grego *tylos,* protuberância): Protuberâncias em forma de balões, que crescem a partir de uma célula do parênquima axial ou radial para o lume dos vasos, atravessando a pontoação dos mesmos.
tipo selvagem: Em genética, o fenótipo ou genótipo que é característico da maioria dos indivíduos de uma espécie em um ambiente natural.
tonoplasto (do grego *tonos,* estiramento, tensão + *plastos,* formado, moldado): Membrana lipoprotéica que envolve o vacúolo nas células vegetais. Também chamada membrana do vacúolo.
toro: Porção central espessada da membrana da pontoação em pontoações areoladas de coníferas e algumas outras gimnospermas.
totipotente: Diz-se dos tecidos ou células que são capazes de se desenvolver em qualquer estrutura da planta adulta.
traço foliar: Parte do feixe vascular que diverge da base da folha até sua conexão com um feixe vascular no caule.
tradução: A produção de uma proteína nos ribossomos usando-se o RNAm para determinar a ordem dos aminoácidos.
transcrição reversa: O processo pelo qual uma molécula de RNA é utilizada como molde para se fazer uma cópia de DNA de fita simples.
transcrição: O processo de síntese, catalisado por enzimas de uma molécula de RNA complementar a partir de uma fita de DNA.
transdução: É a transferência de genes de um organismo para outro, através de um vírus.
transformação: É a transferência de DNA de um organismo para outro. É também chamada de "transferência de genes". Transposons são freqüentemente usados como vetores na transformação quando isso é feito em laboratório.
translocação: 1) Em plantas, é o transporte de água, sais minerais ou produtos sintetizados a longas distâncias. 2) Em genética, a troca de segmentos cromossômicos entre cromossomos não-homólogos.
transpiração (do francês *transpirer,* transpirar): É a perda de vapor d'água pelas partes vegetais. A maior parte da transpiração ocorre através dos estômatos.
transporte ativo: É o transporte de um soluto com gasto de energia através da membrana contra um gradiente de concentração.
transporte passivo: Transporte de um soluto através de uma membrana, sem gasto de energia, de acordo com gradiente de concentração ou eletroquímico por simples difusão ou difusão facilitada.
transposon (do latim *transponere,* mudar a posição de algo): Uma seqüência de DNA que carrega um ou mais genes, sendo acompanhada por seqüências de bases que lhe conferem a capacidade de mover-se de um ponto da molécula de DNA para outro. Um elemento capaz de sofrer transposição ou mudança de posição no cromossomo.
traqueíde: Célula de xilema, alongada, de parede espessa e com função de condução e sustentação. Possui extremidades afiladas e paredes pontoadas, sem perfurações, em contraste com os elementos de vaso. É encontrada em quase todas as plantas vasculares.
tricogine (do grego *trichos,* pêlo + *gyne,* feminino): Uma protuberância receptiva do gametângio feminino para transferência dos espermácios, encontrada nas algas vermelhas e certos fungos ascomicetos e basidiomicetos.
tricoma (do grego *trichos,* pêlo): Excrescências da epiderme, tais como um pêlo, escama ou vesícula aqüífera.
triose (do grego *tries,* três + *ose,* sufixo indicando um carboidrato): Qualquer açúcar de três carbonos.
triplóide (do grego *triploos,* triplo): Diz-se de células com três complementos cromossômicos ($3n$).
trítio: É um isótopo radioativo do hidrogênio, ^3H. O núcleo de um átomo de trítio contém um próton e dois nêutrons, enquanto que o núcleo do hidrogênio mais comum consiste apenas em um próton.
tRNA: *Ver* RNAt.
trofo-, -trófico (do grego *trophos,* alimentar): Prefixo ou sufixo que significa "alimentar", "alimentação" ou "nutrição". Por exemplo, autotrófico, "alimenta-se por si mesmo".
tropismo (do grego *trope,* uma volta ou virada): É uma resposta a um estímulo externo, no qual a direção do movimento é geralmente determinada pela direção de onde o estímulo mais intenso aparece.
tubérculo (do latim *tuber,* dilatação): Caule subterrâneo, curto e volumoso, contendo reservas, tal como ocorre na batatinha.

tubo crivado: Uma série de elementos de tubo crivados reunidos pelas paredes terminais e conectados por placas crivadas.
tubo da corola: Estrutura tubular que resulta da fusão das pétalas ao longo de suas margens.
tubo de conjugação: Tubo formado durante o processo de conjugação para facilitar a transferência do material genético.
tubo polínico: É um tubo formado após a germinação do grão de pólen. Conduz os gametas masculinos para dentro do óvulo.
tundra: Região ao redor dos pólos terrestres desprovida de árvores. É bem desenvolvida no Hemisfério Norte e muito freqüente ao norte do Círculo Polar Ártico.
túnica-corpo: Organização do ápice caulinar da maioria das angiospermas e de algumas gimnospermas, consistindo em uma ou mais camadas de células periféricas (túnica) e uma ou mais interiores (corpo). As camadas da túnica apresentam crescimento em superfície (por meio de divisões anticlinais), e o corpo apresenta crescimento em volume (por meio de divisões em todos os planos).
túrgido (do latim *turgidus,* intumescido): Inchado, distendido, refere-se a uma célula que está intumescida devido à absorção de água.

umbela (do latim *umbella,* sombrinha): Inflorescência na qual os pedicelos individuais partem todos do ápice do pedúnculo.
unicelular: Constituído de apenas uma célula.
unidade de membrana: Membrana trilamelar visualmente bem definida, constituída de duas camadas escuras, intercaladas por uma camada clara.
unissexual: Aplica-se em geral a flores nas quais faltam ou estames ou carpelos. O perianto pode estar presente ou não.
uracila: Base pirimídica encontrada no RNA, mas não no DNA. *Ver também* timina.
uredínio (do latim *uredo,* doença, queima): É a estrutura que produz uredósporos nos fungos referidos como ferrugens.
uredósporo (do latim *uredo,* doença, queima + *spora,* esporo): É um esporo avermelhado, binucleado, produzido no verão nos fungos referidos como ferrugens.

vacúolo (do latim *vaccus,* vazio): Um espaço ou uma cavidade dentro do citoplasma, preenchido com um fluido aquoso, o suco celular. Parte do compartimento lisossômico da célula.
vacúolo contrátil (pulsátil): Vacúolo límpido, preenchido por fluido, observado em alguns grupos de protistas. Este absorve água de dentro da célula e então contrai-se, expelindo o seu conteúdo para fora desta.
valor adaptativo: Contribuição média de um genótipo de um organismo para a futura geração, comparada com aquela de outros genótipos.
variação contínua: Variação em linhagens para as quais contribui um certo número de genes. A variação exibe freqüentemente uma distribuição "normal" ou em forma de sino.
variação: As diferenças que ocorrem dentro de uma linhagem de uma espécie em particular.
variedade: Grupo de plantas ou animais de categoria inferior à espécie. Alguns botânicos vêem as variedades como equivalentes a subespécies, enquanto que outros as consideram como divisões de subespécie.
vascular (do latim *vasculum,* veia diminuta): Relativo a tecidos condutores. Pertencente a qualquer tecido vegetal ou região que consiste em tecidos condutores ou que dá origem a estes. Por exemplo, xilema, floema, câmbio vascular.
vaso (do latim *vas, vasis,* vaso ou vasilhame*): Estrutura do xilema semelhante a um tubo, composta por células alongadas (elementos de vaso) unidas pelas extremidades e conectadas por perfurações. Sua função é conduzir água e sais minerais pelo corpo vegetal. Encontrado em quase todas as angiospermas e algumas outras plantas vasculares (por exemplo, gnetófitas).
vegetativo: Relativo à propagação por processos assexuados. Refere-se também às partes não reprodutoras das plantas.
velame (do latim *velume,* velocino): Epiderme múltipla que cobre as raízes aéreas de algumas orquídeas e aráceas. Também ocorre em algumas raízes terrestres.
venação: Disposição das nervuras na lâmina foliar.
venação paralela: Padrão de venação no qual as principais nervuras da folha são ou tendem a ser paralelas; característica das folhas das monocotiledôneas.
venação reticulada: Disposição das nervuras numa lâmina foliar que se assemelha a uma rede. Característica das folhas de dicotiledôneas.
ventre (do latim *venter,* ventre): A porção basal dilatada de um arquegônio contendo a oosfera.
vernação circinada (do latim *circinare,* arredondar + *vernatio**, ato de mudar a pele das cobras): Como em samambaias, o arranjo de folhas e folíolos no báculo ou folha jovem. Tal disposição desespiraliza-se gradualmente quando a folha se desenvolve.
vernalização (do latim *vernalis,* primaveril): Indução de florescimento por um tratamento de frio.
verticilo: Um círculo de folhas ou outras partes florais.
vesícula de água: Célula epidérmica aumentada, na qual se acumula água. Um tipo de tricoma.
vetor (do latim um carregador, transportador, de *vehere,* carregar): 1) Um agente* que transmite um patógeno de um organismo para outro. 2) Em genética, refere-se a algum vírus ou plasmídeo de DNA, no qual o gene é integrado e subseqüentemente transferido para dentro da célula.
via C_3: *Ver* ciclo de Calvin.
via C_4: Conjunto de reações através das quais o dióxido de carbono é fixado por um composto conhecido como fosfoenol piruvato (PEP), para produzir oxalacetato, um composto de quatro carbonos.
viável (do latim *vita,* vida): Com condições de sobreviver.
vigor híbrido: *Ver* heterose.
volva (do latim *volva,* envelope, invólucro): Estrutura em forma de xícara na base do estipe de certos cogumelos tipo chapéu de sapo.

xantofila (do grego *xanthos,* marrom-amarelado, + *phyllon,* folha): Pigmento amarelo no cloroplasto. Um membro da classe dos carotenóides.
xerófita (do grego *xeros,* seco + *phyton,* planta): Planta adaptada a hábitats áridos.
xilema (do grego *xylon,* madeira): Tecido vascular complexo, através do qual a maior parte da água e sais minerais são conduzidos no vegetal. Caracterizado pela presença de elementos traqueais.

zeatina: Hormônio vegetal. É uma citocinina natural, isolada a partir do milho.
zigomorfa (do grego *zygo,* par + *morphe,* forma): Um tipo de flor possível de ser dividida em duas metades simétricas apenas por um único plano longitudinal através do eixo central. Também é usado: flor com simetria bilateral.
zigósporo: Esporo de parede espessa que se desenvolve de um zigoto, o qual resulta da fusão de isogametas.
zigoto (do grego *zygotos,* pareado junto): Célula diplóide ($2n$) resultante da fusão de gametas masculino e feminino.
zona cambial: Região de células meristemáticas (não diferenciadas), de paredes finas, que se encontra entre o xilema secundário e o floema secundário; consiste em iniciais cambiais e suas recentes derivadas.
zona de abscisão: Área na base da folha, flor, fruto ou de outra parte da planta contendo tecidos que tomam parte na separação dessas partes do corpo da planta.
zoosporângio: Um esporângio que produz zoósporos.
zoósporo: Esporo móvel, encontrado entre algumas algas, oomicetos e quitrídias.

*N.T.: O autor usou o termo *vasculum,* mas o correto é o que está indicado, cf. Font Quer, P. *Diccionario de Botánica,* Editoral Labor S/A. 1979. Barcelona.
*N.T.: Os autores usaram o termo *vernare,* mas o correto é *vernatio,* que significa ato de mudar a pele das cobras na primavera, como certas plantas mudam de folhas, cf. Font Quer, P. 1979. *Diccionario de Botánica,* Barcelona, Editorial Labor S/A.
*N.T.: No original "um patógeno que transmite uma doença..." Não se trata de um patógeno que transmite, mas sim de um patógeno que é transmistido de um organismo para outro através de um vetor. No caso de vírus de plantas, por exemplo, os vetores podem ser insetos, ácaros, nematóides, fungos do solo, etc.

Créditos das Ilustrações

Todas as fotografias não relacionadas aqui são de Ray F. Evert. Todas as aberturas de seção são de Rhonda Nass.

Capítulo 1
Abertura, p. xx, Rhonda Nass; **1.1** © Biological Photo Service; **1.2** Richard E. Dickerson, "Chemical Evolution and the Origin of Life," *Scientific American*, vol. 239(3). págs. 70-86, 1978; **1.3(a)** © Walter H. Hodge/Peter Arnold, Inc.; **(b)** © Larry West/Bruce Coleman, Inc.; **1.4** © Dianne Edwards; **1.5** © Doug Wechsler/Animals Animals; **1.7** Baseado em W. Troll, *Vergleichende Morphologie der Höheren Pflanzen*, vol. 1, pt. 1, Verlag von Gebrüder Borntraeger, Berlin, 1937; **1.8(a)** © Dr. Anne La Bastille/Photo Researchers, Inc.; **(b)** © John Johnson/Earth Scenes; **(c)** © Stephen P. Parker/Photo Researchers, Inc.; **(d)** © Tom Bean/DRK Photo; **(e)** © Stephen J. Krasemann/DRK Photo; **(f)** © Gregory G. Dimijian, M.D./Photo Researchers, Inc.; **1.9** De H. Curtis e N. Sue Barnes, *Biology*, 5th ed., Worth Publishers, New York, 1989

Capítulo 2
2.1 © A. Ryter; **2.2** (foto) © M. A. Walsh; **2.5(a)** © D. Branton; **2.8** © Myron C. Ledbetter; **2.9** © Damian Neuberger; **2.10** (foto) © R. R. Dute; **2.11** Baseado em W. W. Thompson e J. M. Whatley, *Annual Review of Plant Physiology*, vol. 31, págs. 375-394, 1980; **2.12** © David Stetler; **2.13** © K. Esau; **2.14** © K. Esau; **2.15** © Mary Alice Webb; **Pág. 27** De Curtis e Barnes, *op. cit.,* 1989; baseado em B. Alberts, D. Bray, J. Lewis, M. Raff, K. Roberts, e J. D. Watson, *Molecular Biology of the Cell*, 2nd ed., Garland Publishing, Inc., New York, 1989; **2.17(a)** © R. R. Dute; **(b)** © R. R. Dute; **2.18** Baseado em D. J. Morré e H. H. Mollenhauer, em *Dynamic Aspects of Plant Ultrastructure*, A. W. Robards (Ed.), McGraw-Hill Book Company, New York, 1974; **2.20(b)** M. U. Parthasarathy et al., *American Journal of Botany*, vol. 72, págs. 1318-1323, 1985; **2.21** M. Kruatrachue e R. Evert, *American Journal of Botany*, vol. 64, págs. 310-325, 1977; **2.22** © R. R. Powers; **2.23(a)** © Lewis Tilney, de Alberts et al., *op cit.,* 1989; **Pág. 33** Baseado em Richard E. Williamson, *Plant Physiology*, vol. 82, págs. 631-634, 1986 e Alberts et al., *op. cit.*, 1989, Fig. 11.33, pág. 632; **2.24** © Brian Wells e Keith Roberts, em Alberts et al., *op. cit.*, 1989, pág. 1140; **2.26** Baseado em K. Esau, *Anatomy of Seed Plants*, 2nd. ed., John Wiley e Sons, Inc., New York, 1977; **2.27** Baseado em Alberts et al., *op. cit.*, 1989; **2.29** Baseado em R. D. Preston, em Robards, *op. cit.*, 1974; **2.34** W. T. Jackson, *Physiologia Plantarum*, vol. 20, págs. 20-29, 1967; **Pág. 41 (a,b)** S. M. Wick e J. Duniec, *Protoplasma*, vol. 122, págs. 45-55, 1984; **(c,d)** S. M. Wick, R. W. Seagull, M. Osborn, K. Weber, e B.E.S. Gunning, *Journal of Cell Biology*, vol. 89, págs. 685-690, 1981; **2.36(b)** © M. J. Schibler; **2.37** © R.R. Dute; **2.38** © J. Cronshaw; **2.39** P. K. Hepler, *Protoplasma*, vol. 111, págs. 121-133, 1982

Capítulo 3
3.1 © Keith Kent/Peter Arnold, Inc.; **3.4(a-c)** Baseado em A. L. Lehninger, *Biochemistry*, 2nd ed., Worth Publishers, Inc., New York, 1975; © cortesia Shirley Baty, de Curtis e Barnes, *op. cit.*, 1989; **3.4(d)** © L. M. Biedler; **3.8** M. Kruatrachue e R. Evert, *American Journal of Botany*, vol. 64, págs. 310-325, 1977; **3.10** Baseado em S. H. Crowdy, em *Systemic Fungicides*, O.B.E. Marsh (Ed.), Longman, Inc., New York, 1977; **3.11** © B. E. Juniper; **3.17** Cortesia Shirley Baty, de Curtis e Barnes, *op. cit.*, 1989; **3.18** Cortesia Shirley Baty, de Curtis e Barnes, *op. cit.*, 1989; adaptada de R. E. Dickerson e I. Geis, *The Structure and Action of Proteins*, W. A. Benjamin, Inc., 1969, © 1969 por Dickerson e Geis; **3.19** Baseado em Gerald Karp, *Cell Biology*, McGraw-Hill Book Company, New York, 1979

Capítulo 4
4.2 © Fredrick J. Dodd/Peter Arnold, Inc.; **4.3** Cortesia Shirley Baty, de Curtis e Barnes, *op. cit.*, 1989; **4.4** Baseado em Lehninger, *op. cit.*, 1975; **4.8** De Alberts et al., *op. cit.*, 1989, Fig. 6.14, pág. 284; **4.12** © K. B. Raper; **4.13** © David G. Robinson; **4.15** E. B. Tucker, *Protoplasma*, vol. 113, págs. 193-201, 1982

Capítulo 5
5.1 © David R. Frazier/Photo Researchers, Inc.; **5.3** © Larry Ulrich/DRK Photo; **5.5** © Thomas A. Steitz; **5.6** De G. Schneider, Y. Lindqvist, e T. Lundqvist, *Journal of Molecular Biology*, vol. 211, págs. 989-1008, 1990, desenho de Ulla Uhlin; **5.7** Redesenhada por W. M. Becker e D. W. Deamer, *The World of the Cell*, 2nd ed. Benjamin/Cummings, Redwood City, Calif., 1991; **5.9** Baseado em Curtis e Barnes, *op. cit.*, 1989

Capítulo 6
6.2 M. E. Nuttall, DuPont Experimental Station, Wilmington, Del., de Raskin et al., *Science*, vol. 237, págs. 1601-1602, 1987; **6.6** Baseado em A. J. Vander, J. N. Sherman, e D. S. Luciano, *Human Physiology*, 5th ed., McGraw-Hill Book Company, New York, 1990; **6.7** Baseado em Lehninger, *op. cit.*, 1975; **6.10** Baseado em Lehninger *op. cit.*, 1975; **6.13(a)** De Becker e Deamer, *op. cit.*, 1991; **6.13(b)** © John N. Telford; **Pág. 97** © M. P. Price/Bruce Coleman, Inc.; **6.14** Baseado em P. C. Hinckle e R. E. McCarty, *Scientific American*, vol. 238, págs. 104-123, 1978; **6.15 6.16(b)** © Grant Heilman Photography

Capítulo 7
7.2 © Paul W. Johnson/Biological Photo Service; **7.3** © Colin Milkins/Oxford Scientific Films; **7.4** De Peter Gray, *Psychology,* Worth Publishers, New York, 1991; **7.5** © Linda Graham; **7.7** Preparada por Govindjee; **7.10** © D. Branton; **7.15** S. G. Pallardy e T. T. Kozlowski, *New Phytologist*, vol. 85, págs. 363-368, 1980; **7.23** Baseado em J. A. Teeri e L. G. Stowe, *Oecologia*, vol. 23, págs. 1-12,1976

Capítulo 8
8.1 © V. Orel, The Moravian Museum, Brno, Czechoslovakia; **8.2(a,b)** © Don Kyhos; **8.3(a)** © John Bova/Photo Researchers,Inc.; **(b)** © Arnold Sparrow; **8.4** © P. B. Moens; **8.5** © B. John; **8.6** © G. Ostergren; **8.7** (foto) © W. Tai; **8.14(a)** © C.G.G.J. van Steenis; **(b)** © Warren L. Wagner, Smithsonian, Washington, D.C.; **8.15(a)** J. D. Watson, *The Double Helix*, Antheneum, New York, 1968; **(b)** W. Etkin, *BioScience*, vol. 23, págs. 652-653, 1973, modificada por R. A. Kellin e J. R. Gear, *BioScience*, vol. 30, págs. 110-111, 1980; **8.20** O. L. Miller, Jr., B. A. Hamkalo, e C. A. Thomas, Jr. *Science*, vol. 169, págs. 392-395, 1970; **8.17, 8.18, 8.19** Cortesia Shirley Baty, de Curtis e Barnes, *op. cit.*, 1989; **8.23(b)** © Sung Hou-Kim; **8.26** © Hans Ris; **8.28, 8.29** Cortesia Shirley Baty, de Curtis e Barnes, *op. cit.*, 1989; **8.30** Redesenhada por Curtis e Barnes, *op. cit.*, 1989

Capítulo 9
9.1 The Royal College of Surgeons of England; **9.5** Baseado em Carlquist, *Island Life*, The Natural History Press, Garden Press, Garden City, New York, 1965; **9.6(a)** © Heather Angel/BioFotos; **(b)** © Robert Ornduff, University of California, Berkeley; **9.7** Baseado em S. Ross-Craig, *Drawings of British Plants*, part IV, G. Bell e Sons, Ltd., London, 1950; **9.8** B. Crandall, Carnegie Institution of Washington, Publication 540; **9.10(a,b)** © M. A. Nobs; **(c,d)** © L. R. Heckard e C. S. Webber, Jepson Herbarium, University of California, Berkeley; **9.11** © D.

Myrick, Jepson Herbarium, University of California, Berkeley; **9.12(a)** © Thase Daniel/Bruce Coleman, Inc.; **Pág. 164** Baseado em R. H. Robichaux; **Pág. 165** © Gerald D. Carr; **9.13(a)** © Heather Angel; **(b)** © Heather Angel/Biofotos; **(c-e)** © C. J. Marchant

Capítulo 10
10.1 The Bettmann Archive; **10.2(a)** © Larry West; **(b)** © C. S. Webber; **(c)** © Imagery; **Pág. 174(a)** © G. R. Roberts; **(b)** © David Thompson/Oxford Scientific Films; **10.3(a)** L. V. Leak, *Journal of Ultrastructural Research*, vol. 21, págs. 61-74, 1967; **(b)** © K. Esau; **10.5(a,c)** © E. V. Gravé, **(b)** © H. Forest; **10.7(a)** © R. M. Meadows/Peter Arnold, Inc.; **(b)** © L. E. Graham; **(c)** © Kim Taylor/Bruce Coleman, Inc.; **(d)** © Runk e Schoenberger/Grant Heilman Photography; **(e)** © E. V. Gravé; **10.8(a)** © Photo Researchers, Inc.; **(b)** © E. S. Ross; **(c)** © Larry West; **(d)** © K. Sandved; **(e)** © John A. Lynch/ Photo NATS; **10.9(a,d)** © R. Carr/Bruce Coleman, Inc.; **(b)** © J. W. Perry; **(c)** © E. S. Ross/Bruce Coleman, Inc.; **(e)** © J. Shaw/Bruce Coleman, Inc.; **(f-h)** © J. Dermid; **(i)** © Steve Solum 1985/Bruce Coleman, Inc.; **(j)** © E. Beals

Capítulo 11
11.1 © Huntington Potter e David Dressler, Harvard Medical School; **11.2** © T. D. Pugh e E. H. Newcomb; **11.3(a,b)** © D. Greenwood; **(c)** © J. L. Pate; **11.4(a)** © Hans Reichenbach; **(b)** © MSU Instructional Media Center/R. Hammerschmidt; **11.5** D. A. Cuppels e A. Kelman, *Phytopathology*, vol. 70, págs. 1110-1115, 1980; **11.6** © C. C. Brinton, Jr., e John Carnahan; **11.7** A. Berkaloff, J. Bourquet, P. Favard, e M. Guinnebault, *Introduction à la Biologie: Biologie et Physiologie Cellulaire*, Hermann Collection, Paris, 1967; **11.8** Baseado em G. N. Agrios, *Plant Pathology,* 2nd ed., Academic Press, Inc.; New York, 1978; **11.9 (parte de cima)** © Fred Bavendam/Peter Arnold, Inc.; **11.9 (parte de baixo)** Baseado em M. R. Walter, *American Scientist*, vol. 65, págs. 563-571, 1977; **11.10(a)** © E. V. Gravé; **(c)** © Winton Patnode/Photo Researchers, Inc.; **(d)** © E. J. Ordal; **11.11** © R. D. Warmbrodt; **11,12** © Johnson 1984/Biological Photo Service; **11.13** © R. Davis, U.S. Department of Agriculture; **11.14(a)** © M. V. Parthasarathy; **(b)** © Henry Donselman; **11.15(a,c)** © John G. Torrey, Cabot Foundation, Harvard University; **(b)** © BioPhoto Associates/Science Source/Photo Researchers, Inc.; **11.16(a)** N. J. Lang, *Journal of Psychology*, vol. 1, págs. 127-134, 1965; **(b)** © Robert e Linda Mitchell; **11.17** © W. A. Niering; **11.18** Baseado em G. N. Agrios, *Plant Pathology*, 2nd ed., Academic Press, Inc.; New York, 1978; **11.19** © L. D. Simon; **11.20** © G. A. de Zoeten e G. Gaard; **11.21** Baseado em K. Namba, D. L. D. Casper, e G J. Stubbs, *Science*, vol. 227, págs. 773-776, 1985; **11.22** J. D. Almeida e A. F. Howatson, *Journal of Cell Biology*, vol. 16, págs. 616-620, 1963; **11.23(a)** © G. Gaard e R. W. Fulton; **(b,c)** © G. Gaard e G. A. deZoeten; **11.24(a)** © K. Maramorosch; **(b)** © E. Shikata; © E. Shikata e K. Maramorosch; **11.25** © T. White; **11.26** © Th. Koller e J. M. Sogo, Swiss Federal Institute of Technology, Zurich

Capítulo 12
12.1 © R. M. Meadows 1989/Peter Arnold, Inc.; **12.2** © Charles Marden Fitch/ Taurus Photos; **12.3** © E. S. Ross; **12.5** M. D. Coffey, B. A. Palevitz, e P. J. Allen, *The Canadian Journal of Botany*, vol. 50 págs. 231-240, 1972; **12.6** © R. J. Howard; **Pág. 214** John Hogdin, de A.H.R. Buller, *Researches on Fungi*, vol. 6, Longman, Inc.; New York; **12.9(a)** © Jeff Lepore, 1986/Photo Researches, Inc.; **(b)** © Rod Planck/Photo Researchers, Inc.; **(c)** © G. J. Breckon **12.11(a,b)** © J. C. Pendland e D. G. Boucias; **12.12(a)** © C. Bracker; **(b)** © D. S. Neuberger; **(c)** © Bryce Kendrick; **12.14(a)** © E. V. Gravé; **12.15(a)** © A. McClenaghan/Photo Researchers, Inc.; **(b)** © John Durham/Photo Researchers; **12.16** © G. L. Barron; **Pág. 221** © John Webster, University of Exeter; **Pág. 223(a,b)** © G. L. Barron, University of Guelph; **(c)** © N. Allin e G. L. Barron, University of Guelph; **12.17** © E. Imre Friedmann; **12.18** © E. S. Ross; **12.19(a)** © Meredith Blackwell, Louisiana State University; **(b)** © Robert A. Ross; **(c)** © Jeff Foott; **12.20(a,b)** © E. S. Ross; **(c)** © Larry West; **12.22** © R. L. Chapman; **12.23(a,b)** © V. Ahmadjian; **(c)** © V. Ahmadjian e B. J. Jacobs; **12.24(b)** © E. S. Ross; **12.26** © David J. McLaughlin, University of Minnesota, St. Paul; **12.27, 12.28(b)** © Haisheng Lee e David J. McLaughlin, University of Minnesota, St. Paul; **12.29(a)** © Brian Enting/Photo Researchers, Inc.; **(b)** © Tom Branch 1976/Photo Researchers, Inc.; **(c)** © Peter Katsaros/Photo Researchers Inc.; **(d)** © J. W. Perry; **12.31** © E. S. Ross; **12.32** © Walter Hodge/Peter Arnold; **12.33(a,b)** © R. Gordon Wasson, Botanical Museum of Harvard University; **12.34(a)** © Jane Burton/Bruce Coleman, Inc.; **(b)** © Hartmut Noeller/Peter Arnold, Inc.; **(c,d)** © Jeff Lepore 1986/Photo Researchers, Inc.; **12.36** © S. A. Wilde; **12.37** © Bryce Kendrick; **12.38** © B. Zak, U.S. Forest Service; **12.39** © R. D. Warmbrodt; **12.40** © Thomas N. Taylor, Ohio State University

Capítulo 13
13.1 © G. Vidal e T. D. Ford, *Precambrian Research* (em impressão); **13.2** © D. P. Wilson/Science Source/Photo Researchers, Inc.; **13.3(a)** © L. Wingren; **(b)** L. E. Graham e J. M. Graham, *Transactions of the American Microscopical Society*, vol. 99, págs. 160-166, 1980; **13.4(a)** © A. W. Barksdale; **(b)** A. W. Barksdale, *Mycologia*, vol. 55, págs. 493-501, 1963; **Pág. 250(a,b)** © A. W. Barksdale; **(c)** A. W. Barksdale, *op. cit.*, 1963; **13.6** Baseado em J. H. Niederhauser e W. C. Cobb, *Scientific American*, vol. 200, págs. 100-112, 1959; **13.7** © John W. Taylor; **13.9(a-c)** © K. B. Raper; **(d-g)** © David Scharf/Peter Arnold, Inc.; **13.10** © K. B. Raper; **13.11** © D. S. Neuberger; **13.13(c)** © Victor Duran; **(d)** © Ed Reschke/Peter Arnold, Inc.; **13.14(a)** © G. A. Fryxell; **(b)** © Elizabeth Vuerick, Scripps Institute of Oceanography, University of California, San Diego, La Jolla, Calif.; **(c)** © William Balch, RSMAS/MBF, University of Miami; **13.15(a)** © M. I. Walker/Photo Researchers, Inc.; **(b)** © F. Rossi; **(c)** © Dr. Ann Smith/SPL/ Photo Researchers, Inc.; **(d)** © Biophoto Associates/Science Source/Photo Researchers, Inc.; **13.17** © D. S. Neuberger; **Pág. 263 (a)** © Robert E. Pelham/ Bruce Coleman, Inc.; **(b)** © Florida Department of Natural Resources, Bureau of Marine Research; **13.19(a,b)** © D. P. Wilson/Science Source/Photo Researchers, Inc.; **(c)** © Florida Department of Natural Resources; **13.20** Robert F. Sisson © National Geographic Society; **Pág. 265** © D. F. Kubai e H. Ris; **13.21(a)** © Biophoto Associates/Photo Researches, Inc.; **(b)** © D. Longanecker

Capítulo 14
14.1 © Antonio Laped; **14.2** © Anne Wertheim/Animals Animals; **14.3(a)** © L. E. Graham; **(b)** R. G. Shealth, J. A. Hellebust, e T. Sawa, *Psychologia*, vol. 20, págs. 22-31, 1981; **14.4(a)** © Kim Taylor/Bruce Coleman, Inc.; **(b,c)** © Ronald Hoham, Colgate University; **14.5(a)** © D. P. Wilson/Eric e David Hosking Photography; **(b)** © E. S. Ross; **(c)** © R. C. Carpenter; **(d)** © Jean Baxter/Photo NATS; **14.6(a,b)** © M. Littler e D. Littler, Smithsonian Institution; **(c)** © C. Chulamanis, M. Littler, e D. Littler; **14.7(a)** C. M. Pueschel e K. M. Cole, *American Journal of Botany*, vol. 69, págs. 703-720, 1982; **14.9(a)** © G. R. Roberts; **(b,c)** © D. P. Wilson/Eric e David Hosking Photography; © D. P. Wilson/Eric e David Hosking Photograply; **14.10(b)** © Oxford Scientific Films, **14.11** © C. J. O'Kelly; **14.12(a,b)** © Ray Evert e John West; **14.15(a-f)** © Ronald Hoham; **Pág. 281 (a)** © Bob Evans/Peter Arnold, Inc.; **(b)** © W. H. Hodge/Peter Arnold, Inc.; **(c)** © Kelco Communications; **14.16** Baseado em G. L. Floyd; **14.17** Baseado em K. R. Mattox e K. D. Stewart, em *Systematics of the Green Algae*, D. E. G. Irvine e D. M. John (Eds.), **14.18** © L. E. Graham; **14.19(a-d)** © M. I. Walker/ Science Source/Photo Researchers; **14.20(a-c)** © Alan J. Brook; **(d)** © Spike Walker; **14.21(a,b)** © L. E. Graham; **14.22** © K. J. Niklas; **14.23(a)** © W. H. Amos/Bruce Coleman, Inc.; **14.24(a)** © James Graham; **(b,c)** K. Esser, *Gryptograms*, Cambridge University Press, Cambridge, 1982; **(d)** © E. S. Ross; **14.26** © D. P. Wilson/Eric e David Hosking Photography **14.28(a)** © Robert A. Ross; **(b)** © Grant Heilman Photography; **(c)** © L. R. Hoffman; **14.29** © V. Paul; **14.30** (foto) © G. E. Palade; **14.33** © J. Robert Waaland/Biological Photo Service; **14.34(a)** © Linda E. Graham; **(b)** H. J. Marchant e J. D. Pickett-Heaps, *Australian Journal of Biological Science*, vol. 25, págs. 1199-1213, 1972; **14.35(a-d)** © L. E. Graham; **14.36** © David L. Kirk, Washington University, St. Louis; **14.37(a)** © Gary Floyd; **14.38** Baseado em R. F. Skagel, R. J. Bandoni, G. E. Rouse, W. B. Schofield, J. R. Stein, e T.M.C. Taylor, *An Evolutionary Survey of the Plant Kingdom*, Wadsworth Publishing Company, Inc.; Belmont, Calif., 1966; **14.39** © L. E. Graham; **14.40(a,b)** © Larry Hoffman

Capítulo 15
15.1 © T. S. Elias; **15.2(a,b)** W. Remy, *Science*, vol. 219, págs. 1625-1627, 1982; **15.3(a)** © D. S. Neuberger; **15.4(a)** Baseado em G. M. Smith, *Cryptogamic Botany*, vol. 2, em *Bryophytes and Pteridophytes*, 2nd ed., McGraw-Hill Book Company, New York, 1955; **15.4(b)** © R. E. Magill, Botanical Research Institute, Pretoria; **15.6(a,b)** © Dr. G. J. Chafaris/Dr. E. R. Degginger; **15.9(a)** © Harold Taylor AB IPP/Oxford Scientific Films; **15.10(a,b)** J. J. Engel, *Fieldiana: Botany* (New Series), vol. 3, págs. 1-229, 1980; **15.10(c)** J. J. Engel; **Pág. 206** Baseado em C. T. Ingold, *Spore Discharge in Land Plants*, Clarendon Press, Oxford, 1939; **15.11** © K. B. Sandved; **15.12(a)** © Robert A. Ross; **(d)** © D. S. Neuberger; **15.14** © D. S. Neuberger; **15.15** © Rod Plank/Photo Researchers, Inc.; **15.16(a)** © A. E. Staffan; **(b)** © E. S. Ross; **15.17(a)** © D. S. Neuberger; **15.18(a-c)** C. Hebant, *Journal of the Hattori Botanical Laboratory*, vol. 39, págs. 235-254, 1975; **15.20(a)** Baseado em Ingold, *op. cit.,* 1939; **15.20(b)** © R. Magill, Botanical Research Institute, Pretoria; **15.21(a)** © Larry West; **15.22(a)** © M. C. F. Proctor; **15.21** Baseado em Skagel; et al., *op. cit.*, 1966; **15.21** Baseado em Ingold, *op. cit.*, 1939

Capítulo 16
16.1 © Dr. Jeremy Burgess/Science Photo Library/Photo Researchers, Inc.; **16.2** © Kristine Rasmussen e Stuart Naquin; **16.3** Baseado em A. S. Foster e E. M. Gifford, Jr., *Comparative Morphology of Vascular Plants*, 2nd ed.; W. H. Freeman & Company, Publishers, New York, 1974; **16.4(a,d)** Baseado em K. K. Namboodiri e C. Beck, *American Journal of Botany*, vol. 55, págs. 464-472, 1968; **(b,c)** Baseado em K. Esau, *Plant Anatomy*, 2nd ed., John Wiley & Sons, Inc., New York, 1965; **16.6** Baseado em Smith, *op. cit.*, 1955; **16.8** Baseado em H. P. Banks, *Evolution and Plants of the Past*, Wadsworth Publishing Company, Inc., Belmont, Calif., 1970; **16.9(a)** Baseado em J. Walton, *Fossil Plants*, MacMillan Publishing Company, New York, 1940; **16.9(b)** Baseado em J. Walton, *Phytomorphology*, vol.

14, pág. 155-160, 1964; **16.9(c)** Baseado em F. M. Heuber, *International Symposium on the Devonian System*, vol. 2, D. H. Oswald (Ed.), Alberta Society of Petroleum Geologists, Calgary, Alberta, Canada 1968; **16.10** © Field Museum of Natural History; **16.12(a)** R. L. Peterson, M. J. Howarth, e D. P. Whittier, *Canadian Journal of Botany*, vol. 59, págs. 711-720, 1981; **(b)** © Heather Angel; **16.13(a)** © D. Cameron; **(b)** © R. Schmid; **16.15** Amostra fornecida por Ripon Microslides, Ripon, Wisconsin; **16.16** © D. S. Neuberger; **16.18(a)** David Johnson, Big Bend National Park; **(b)** © D. S. Neuberger; **(c)** © Fletcher & Baylis/Photo Researchers, Inc.; **16.20** © W. H. Wagner; **16.21** Baseado em Kristine Rasmussen e Stuart Naquin; **16.23(a)** © R. Carr; **(b)** © E. S. Ross; **16.27(a)** © James L. Castner; **(b,c)** © W. H. Wagner; **(d)** © Murry Johnson; **(e)** © W. H. Wagner; **(f)** © David Jonhson; **16.29(a)** © W. H. Wagner; **(b)** © Joseph M. Beitel; **Pág. 346 (a)** Baseado em M. Hirmer, *Handbuch der Paläobotanik*, vol. 1, Druck e Verlag von R. Oldenbourg, Munich e Berlin, 1927; **(b)** Baseado em W. N. Stewart e T. Delevoryas, *Botanical Review*, vol. 22, págs. 45-80, 1956; **(c)** Baseado em Banks, *op. cit.*, 1970; **16.31** © M. dos Passos, 1978/Photo Researchers, Inc.; **16.32** © C. Neidorf; **16.34** © D. Farrar; **16.36(a)** © D. S. Neuberger; **(b)** © W. H. Wagner

Capítulo 17

17.1 Kristine Rasmussen e Stuart Naquin; **17.3(a,b)** Baseado em J. M. Pettitt e C. B. Beck, *Contributions from the Museum of Paleontology*, University of Michigan Press, vol. 22, págs. 139-154, 1968; **(c)** J. M. Pettitt e C. B. Beck, *Science*, vol. 156, págs. 1727-1729, 1967; **17.4** © Charles B. Beck; **17.5** Baseado em S. E. Scheckler, *American Journal of Botany*, vol. 62, págs. 923-934, 1975; **17.6, 17.7** Kristine Rasmussen e Stuart Naquin; **17.8, 17.9(a)** © J. Dermid; **17.10** © E. S. Ross; **17.11** © J. Kummerow; **17.14** © B. Haley; **17.16(c)** © G. J. Breckon; **17.19** © N. Fox-Davies/Bruce Coleman Ltd.; **17.22(a)** © W. H. Hodge/Peter Arnold, Inc.; **(b)** © E. S. Ross; **17.23, 17.24** © H. H. Iltis; **17.25** © Grant Heilman Photography; **17.26(a)** © Larry West; **(b)** J. Burton/Bruce Coleman, Inc.; **17.27** © Gene Ahrens/ Bruce Coleman, Inc.; **17.28** © Sichuan Institute of Biology; **17.29** © (foto) Carolina Biological Supply Company; **17.30** © D. A. Steingraeber; **17.31(a)** © Knut Norstog; **(b)** © D. T. Hendricks e E. S. Ross; **17.32** © Knut Norstog; **17.33(a)** © J. W. Perry; **(b)** © Runk e Schoenberger/Grant Heilman Photography; **17.34(a)** © F.S.P. Ng; **(b,c)** © G. Davidse; **17.35(a)** © E. S. Ross; **(b)** © J. W. Perry; **(c)** © K. J. Niklas; **(d)** © J. W. Perry; **17.36(a)** © C. H. Bornman; **(b,c)** © E. S. Ross

Capítulo 18

18.1 © E. S. Ross; **18.2** © W. P. Armstrong; **18.3(a,b)** © G. J. Breckon; **(c)** © E. S. Ross; **18.4(a)** © D. S. Neuberger; **(b)** © E. S. Ross; **(c)** © E. R. Degginger/ Earth Scenes; **18.5(a,c)** © E. S. Ross; **(b)** © R. Carr; **18.8(a,c)** © Larry West; **(b)** © J. H. Gerard; **(c)** © Larry West; **(d)** © Grant Heilman Photography; **(e)** © J. H. Gerard; **18.10** © E. S. Ross; **18.12(a)** © Runk e Schoenberger/Grant Heilman Photography; **18.13(a)** © Larry West; **(b)** Amostra fornecida por Rudolf Schmid; **18.15(a)** © P. Echlin; **(b,c)** © J. Heslop-Harrison e Y. Heslop-Harrison; **(d)** © J. Mais; **18.22** © Peter Hoch; **18.23** © James L. Castner; **Pág. 398** © J. Heslop-Harrison; **18.24** © Charles Webber

Capítulo 19

19.1(a) © E. S Ross; **19.1(b)** © D. L. Dilcher; **19.2** © E. Dorf; **19.3, 19.4, 19.5** Baseado em Peter Crane; **19.7** © D. W. Taylor e L. J. Hickey; **19.8** © E. M. Friis; **19.10** © Mike Andrews/Animals Animals/Earth Scenes; **19.11** © J. Castner; **19.12** © David L. Dilcher (Reconstruções de Megan Rohn em consulta com D. Dilcher); **19.13(a,c)** © E. S. Ross; **(b)** © J. W. Perry; **19.14(b,c)** © E. S. Ross; **(d)** © A. Sabarese; **19.15(a)** © E. S. Ross; **19.16** © J. A. L. Cooke; **19.17** © W. H. Hodge; **19.18(a)** © Larry West; **(b)** © T. J. Hawkeswood; **Pág. 416 (a)** © J. Bogner; **(b)** © ERM Group; **Pág. 417 (c)** © Larry West; **(d)** © J. Bogner; **(e)** © J. Bogner; **19.19, 19.20, 19.21** © E. S. Ross; **19.22** © Larry West; **19.23** © T. Eisner; **19.24, 19.25** © E. S. Ross; **19.26(a,c)** © E. S. Ross; **(b)** © L. B. Thein; **19.27** © E. S. Ross; **19.28** © M. P. L. Fodgen/Bruce Coleman, Inc.; **19.29** © R. A. Tyrell; **19.30** © Oxford Scientific Films; **19.31** © E. S. Ross; **19.32** © D. J. Howell; **19.33(a,b)** © T. Hovland/Grant Heilman Photography; **(c)** © E. S. Ross; **(d)** © J. F. Skvarla, University of Oklahoma; **19.34(b,c)** Baseado em D. B. Swingle, *A Textbook of Systematic Botany*, McGraw-Hill Book Company, New York, 1946; **19.35** © D. S. Neuberger; **19.36(a)** John M. Pettitt e R. Bruce Knox, *Scientific American*, vol. 244, págs. 134-144, 1981; **19.36(b)** © Sean Morris/Oxford Scientific Films; **19.38(a)** © James L. Castner; **(b)** Baseado em Skagel et al., *op cit.*, 1966; **19.39(a)** © E. S. Ross; **(b)** Baseado em Skagel et al., *op cit.*, 1966; **(c)** Baseado em L. Berson, *Plant Classification*, D. C. Heath e Company, Boston, 1957; **19.40(a)** © E. S. Ross; **(b,c)** © K. B. Sandved; **19.41(a)** Baseado em Skagel et al., *op cit.*, 1966; **(b)** © E. S. Ross; **19.43** © E. S. Ross; **19.44** © Larry Atkinson/Mobridge Tribune; **19.45(a)** © E. S. Ross; **(b)** © U.S. Forest Service; **19.46** © E. S. Ross; **19.47** © E. S. Ross; **19.48** © Andrew J. Beattie; **19.50** © Robert e Linda Mitchell; **19.51(a,c,d,)** © Timothy Plowman; **(b)** © E. S. Ross

Capítulo 20

20.4 Baseado em A. S. Foster e E. M. Gifford, Jr., *Comparative Morphology of Vascular Plants*, 2nd ed., W. H. Freeman & Company, Publishers, New York, 1974; **20.5** © Tom McHugh/Photo Researchers, Inc.; **Pág. 451 (a)** © G. I. Bennard/Oxford Scientific Films; **(b,c)** © Heather Angel; **Pág. 452** © Werner H. Muller/Peter Arnold, Inc.

Capítulo 21

21.6 M. C. Ledbetter e K. B. Porter, *Introduction to the Fine Structure of Plant Cells*, Springer-Verlag, Inc., New York, 1970; **21.13(a,b)** H. A. Core, W. A. Cote, e A. C. Day, *Wood: Structure and Identification*, 2nd ed., Syracuse University Press, Syracuse, N. Y., 1979; **21.14** © I. B. Sachs, Forest Products Laboratory, U.S.D.A.; **21.16, 21.21** Baseado em Esau, *op. cit.*, 1977; **21.22** © J. S. Pereira; **21.24** © Randall Brand; **21.25** Baseado em Esau, *op. cit.*, 1977; **21.26** © T. Vogelman e G. Martin

Capítulo 22

22.1, 22.2 Baseado e J. E. Weaver, *Root Development of Field Crops*, McGraw-Hill Book Company, New York, 1926; **22.6** © F.A.L. Clowes; **22.10** © Robert Mitchell/Earth Scenes; **22.13** H. T. Bonnett, Jr., *Journal of Cell Biology*, vol. 37, págs. 199-205, 1968; **22.14** Baseado em W. Braune, A. Leman, e H. Taubert *Pflanzenanatomisches Prakticum*, VEB Gustav Fischer Verlag, Jena, 1967; **22.15** Robert Warmbrodt, *New Phytologist*, 1986, 102, págs. 175-192; **22.19** © E. R. Degginger/Bruce Coleman, Inc., **22.20** © Robert e Linda Mitchell; **22.22(a,b)** © D. A. Steingraeber

Capítulo 23

23.5 Baseado em D. A. DeMason, *American Journal of Botany*, vol. 70, págs. 955-962, 1983; **23.10(c)** © W. Eschrich; **23.12** Baseado em A. Fahn, *Plant Anatomy*, 2nd ed., Pergamon Press, Inc., Elmsford, N.Y., 1974; **23.14** © Rhonda Nass/Ampersand; **23.16(a)** © J. W. Perry; **23.17** © Rhonda Nass/Ampersand; **23.22** © Michele McCauley; **23.24(a,b)** © W. A. Russin; **23.30** © Daniel J. Barta; **23.31** J. M. Dannenhoffer, © R. Evert; **23.32(a,b)** © Raymon Donahue e Greg Martin; **Pág. 510** Baseado em P. A. Deschamp e T. J. Cooke, *Science*, vol. 219, págs. 505-507, 1983; **Pág. 513 (a)** © H. C. Jones, Tennessee Valley Authrority; **(b)** J. S. Jacbson e A. C. Hill (Eds.), *Recognition of Air Pollution Injury to Vegetation: A Pictorial Atlas,* Air Pollution Control Association, Pittsburgh, 1970; **(c)** Baseado em T. H. Maugh, II, *Science*, vol. 226, págs. 1408-1410, 1984; **23.35(a-i)** © Shirley C. Tucker; **23.36** © J. W. Perry; **23.37** © Norman Owen Tomalin; **23.38** © D. A. Steingraeber; **23.39(a,b)** © J. W. Perry; **23.40** © G. R. Roberts; **Pág. 518 (a-c)** © E. S. Ross

Capítulo 24

24.22 © I. B. Sachs, Forest Products Laboratory, U.S.D.A., **24.25** Core, Côté, e Day, *op. cit.*, 1979; **24.26(a)** © Galen Rowell 1985/Peter Arnold, Inc.; **(b)** © C. W. Ferguson, Laboratory of Tree-Ring Research, University of Arizona; **24.28** © Regis Miller; **24.30** Baseado em R. B. Hoadley, *Understanding Wood*, The Taunton Press, Newton, Conn., 1980.

Capítulo 25

25.4 © Roni Aloni, Tel Aviv University; **25.6** © Runk e Schoenberger/Grant Heilman Photography; **25.7(a)** © Biological Photo Service; **(b-e)** J. P. Nitsch, *American Journal of Botany*, Vol. 37, págs. 211-215, 1950; **25.9** © Folke Skoog, University of Wisconsin; **25.13** © S. W. Wittwer; **25.14(a)** Baseado em M. B. Wilkins (Ed.)., *Advanced Plant Physiology*, Pitman Publishing Ltd, London, 1984; **25.14(b)** © J. E. Varner; **25.15** J. van Overbeck, *Science*, vol. 152, págs. 721-731, 1966; **25.16(a)** © Carolina Biological Supply Co., **(b)** © S. W. Wittwer; **25.17(a,b)** © Abbott Laboratories; **25.22** Baseado em Hilleshög, Laboratory for Cell and Tissue Culture, Research Division, Landskrona, Sweden; **25.23** © Philip Harrington; **25.24** © Eugene W. Nester; **Pág. 568 (a)** S. Ross-Craig, *Drawings of British Plants*, Part III, *Cruciferae*, Bell, London, 1949; **(b,c)** © Elliot Meyerowitz, California Institute of Technology; **25.27** © Luca Comai/Calgene; **25.28** © Keith Wood, University of California, San Diego

Capítulo 26

26.3(a,b) © Dept. of Botany, University of Wisconsin; **26.4(a,b)** J. S. Ranson e R. Moore, *American Journal of Botany*, vol. 70, págs. 1048-1056, 1983; **26.5** Baseado em B. E. Juniper, *Annual Review of Plant Physiology*, vol. 27, págs. 385-406, 1976; **26.6** © Stephen P. Parker/Photo Researchers, Inc.; **26.7(a,b)** © Jack Dermid; **26.8** Baseado em A. W. Galston, *The Green Plant*, Prentice-Hall, Inc., Englewood Cliffs, New Jersey, 1968; **26.9(a)** © Biophoto Associates/Science Source/Photo Researchers, Inc.; **(b,c)** Baseado em B. Sweeney, *Rhythmic Phenomena in Plants*, Academic Press, Inc.; New York, 1969; **26.10** Baseado em A. W. Naylor, *Scientific American*, vol. 186, págs. 49-56, 1952; **26.11** Baseado em P. M. Ray, *The Living Plant*, Holt, Rinehart, & Winston, Inc.; New York, 1963; **26.12(a,b)** © Department of Botany, University of Wisconsin; **26.13(a-d)** © U.S. Department of Agriculture; **26.17** © Breck P. Kent/Earth Scenes; **26.18** © U.S. Department of Agriculture; **26.19** A Lang, M.Kh. Chailakhyan, e I. A. Frolova, *Proceedings of the National Academy of Sciences*, vol. 74, págs. 2412-2416, 1977; **26.21** Baseado em Naylor, *op. cit.*, 1952; **26.23(a)** © Robert L. Dunne/

Bruce Coleman, Inc.; **(b)** © Bruce Coleman, Inc.; **26.24(a,b)** © Runk e Schoenberger/Grant Heilman Photography; **26.25** © Janet Braam; **26.26(a)** © J. Ehleringer e I. Forseth, University of Utah; **(b)** © Gene Ahrens/Bruce Coleman, Inc; **26.27** Baseado em Ehleringer e I. Forseth, *Science*, vol. 210, págs. 1094-1098, 1980

Capítulo 27

27.1 © Roger Archibald/Earth Scenes; **27.2(a,b)** © Department of Botany, University of Wisconsin; **27.3(a)** © Donald Specker/Earth Scenes; **(b)** © Biological Photo Service; **27.4** © Eric Crichton/Bruce Coleman, Ltd.; **27.5** J. Bonner e A. W. Galston, *Principles of Plant Physiology*, W. H. Freeman & Company, Publishers, New York, 1952; **27.6** Baseado em Gibbons, *National Geographic*, vol. 166, págs. 350-388, 1984 (Ned M. Seidler, artista); **Pág. 600** Cortesia Shirley Baty, de Curtis e Barnes, *op. cit.*, 1989; **27.7** Baseado em F. C. Salisbury e Ross, *Plant Physiology*, Wadsworth Publishing Co., Belmont, Calif., 1985; **27.9(a)** © The Nitrogen Company, Inc.; **(b)** © Oxford University Botany School; **27.10(a,b)** © R. R. Herbert, R. D. Holsten, e R. W. F. Hardy, E. I. duPont de Nemours Company; **27.11(a-c)** © B. F. Turgeon e W. D. Bauer, *Canadian Journal of Botany*, vol. 60, págs. 152-161, 1982; **27.12** © R. R. Herbert, R. D. Holsten, e R. W. F. Hardy, E. I. duPont de Nemours Company; **27.13** J.M.L. Selker e E. H. Newcomb, *Planta*, vol. 165. págs. 446-454, 1985; **27.14** E. H. Newcomb, Sh. R. Tandon, e R. R. Kowal, *Protoplasma*, vol. 125, págs. 1-12, 1985; **27.15(b)** © H. E. Calvert; **Pág. 609 (a)** © Grant Heilman Photography; **(b)** J. H. Troughton e L. Donaldson, *Probing Plant Structures*, McGraw-Hill Book Company, New York, 1972; **26.16(a)** © Dwight Kuhn/Bruce Coleman, Inc.; **(b)** © L. West/Bruce Coleman, Inc.; **27.17** De Curtis, *op. cit.*, 1989; **27.18** © G. C. Gerloff; **Pág. 614** © Foster/Bruce Coleman, Inc.

Capítulo 28

28.2(a) © L. M. Beidlerl; **(b)** © J. H. Troughton; **28.3** Baseado em M. G. Penny e D.J.F. Bowling, *Planta*, vol. 119, págs. 17-25, 1974; **28.4** Baseado em D. E. Aylor, J. Y. Parlange, e A. D. Krikorian, *American Journal of Botany*, vol. 60, págs. 163-171, 1973; **28.5** Baseado em M. Richardson, *Translocation in Plants*, Edward Arnold Publishers, Ltd., London, 1968; **28.6** Baseado em A. C. Leopold, *Growth and Development*, McGraw-Hill Book Company, New York, 1964; **28.7** Baseado em Richardson, *op. cit.*, 1968; **28.9** Baseado em P. F. Scholander, H. T. Hammel, E. D. Bradstreet, e E. A. Hemmingsen, *Science*, vol. 148, págs. 339-246, 1965; **28.10, 28.11** Baseado em M. H. Zimmermann, *Scientific American*, vol. 208, págs. 132-142, 1963; **28.12(a)** © G. R. Roberts; **28.14** Baseado em Richardson, *op. cit.* 1968; **28.15** © H. Reinhard/Bruce Coleman, Inc.; **28.16** Baseado em E. Hausermann e A. Frey-Wyssling, *Protoplasma*, vol. 57, págs. 37-80, 1963; **28.18** Baseado em J. S. Pate, *Transport in Plants*, I, *Phloem Transport*, M. H. Zimmermann e J. A. Milburn (Eds.), Springer-Verlag Berlin, Inc.; 1975; **28.21** Baseado em Malpighii, *Opera Posthuma*, London, 1675; **28.22(a,b)** © M. H. Zimmermann; **Pág. 633 (b,c)** © E. Fritz

Capítulo 29

29.1(a-d) © Daniel Janzen; **29.2(a,b)** © D. H. Harvey; **29.3** © C. H. Muller; **29.4** © B. Bartholomew; **29.5(a,b)** © J. Mann, Australian Department of Lands; **29.6(a)** © Dwight Kuhn/Bruce Coleman, Inc.; **(b)** © Frans Lanting; **29.7** © G. E. Likens; **29.9** Baseado em J. Phillipson, *Ecological Energetics*, Edward Arnold Publishers, Ltd., London, 1966; **29.11(a)** © Fred Bauendam/Peter Arnold, Inc.; **(b)** © Wendell Metzen/Peter Arnold, Inc.; **(c)** © James H. Carmichael/Bruce Coleman, Inc.; **(d)** © L. West/Bruce Coleman, Inc.; **29.12** © Jane Burton/Bruce Coleman, Inc.; **29.13** © Bruce Coleman, Inc.; **29.14(a)** © J. Dermid; **(b)** © E. S. Ross; **Pág. 652 (a)** © U.S.Geological Survey, Eros Data Center Survey; **Pág. 653 (b)** © Jeff Henry/ Peter Arnold, Inc.; **29.15(a)** © Larry Nielsen/Peter Arnold, Inc.; **(b)** © David K. Yamaguchi; **(c)** © P. Frenzen, U.S.F.S.; **(d)** © David K. Yamaguchi

Capítulo 30

30.1(a) © Jack Wilburn/Earth Scenes; **(b)** © Ardea Photographics; **30.2** Baseado em W. W. Küchler; **30.3** Cortesia Shirley Baty, de Curtis e Barnes, *op. cit.*, 1989; **30.4** © Dr. Gene Feldman/NASA/Goddard Space Flight Center; **30.5** © C. D. MacNeill; **30.6** Baseado em Curtis, *op. cit.*, 1989; **30.7(a)** © C. S. Rettenmeyer; **(b,c,f)** © E. S. Ross; **(d)** © P. Raven; **(e)** © C. W. Rettenmeyer; **(g)** © 1983 James P. Blair, National Geographic Society; **Pág. 665** The Bettmann Archive; **30.9** © J. Van Wormer/Bruce Coleman, Inc.; **30.12** © J. Dermid; **30.14(a-e)** © E. S. Ross; **30.15** © F. C. Vasck; **30.17(a,b)** © J. Reveal; **30.18** © Soil Conservation Service; **30.20(a)** © H. E. Eversmeyer; **(b,c)** © J. H. Gerard; **30.21(a)** © M. Travis; **(b)** © J. F. Dodd; **Pág. 676 (a)** © Kevin Byron/Bruce Coleman, Inc.; **(b)** © John Shaw/Bruce Coleman, Inc.; **Pág. 682** © Jerry Franklin, University of Washington

Capítulo 31

31.1 James P. Blair, © 1983, National Geographic Society; **31.2(a,b)** © E. S. Ross; **31.3(a,b)** © E. S. Ross; **31.4** © E. S. Ross; **31.5** © W. H. Hodge; **31.6(a)** James P. Blair, © 1983, National Geographic Society; **(b)** © Susan Pierres/Peter Arnold, Inc.; **31.7** © Robert e Linda Mitchell; **31.8** © G. R. Roberts; **31.9(a)** © E. Zardini; **(b)** © C. B. Heiser, Jr.; **(c)** © A. Gentry; **(d)** © M. K. Arroyo; **31.10** © E. S. Ross; **31.11(a)** © C. F. Jordan; **(b)** © M. J. Plotkin; **31.12** © M. J. Plotkin; **31.13** © K. B. Sandved; **31.14** © W. H. Hodge/Peter Arnold, Inc.; **31.15** © E. S. Ross; **31.16** © W. H. Hodge/Peter Arnold, Inc.; **31.17** © Harvey Lloyd/Peter Arnold, Inc.; **31.18** © New York Public Library Picture Collection; **31.20** © R. Abernathy; **31.21** © C. A. Black; **31.22** © AP/Wide World Photos; **31.23** © W. H. Hodge; **31.24** © Agricultural Research Service, U.S.D.A.; **31.25(a)** © Agricultural Research Service, U.S.D.A.; **(b)** © University of Wisconsin; **31.26** © N. Vietmeyer, National Academy of Sciences; **31.27** © Robert e Linda Mitchell; **31.28** © 1982 Angelina Lax/Photo Researchers, Inc.; **31.29(a,b)** © J. Aronson; **31.30** After Lehninger, *op. cit.*, 1982; **31.31, 31.32** © M. J. Plotkin

Índice Alfabético

A

Abies
- *amabilis,* 609
- *balsamea*, 344
- *concolor,* 605
- *lasiocarpa*, 607
Abscisina, 518
Abscisão, 685
- foliar, 473
- - auxinas e o controle da, 514
- - e a expressão do sexo, 517
- - etileno e a, 517
Acacia
- *bull's horn,* 594
- - e *pseudomyrmex,* 594
- *cornigera*, 595
- espinhos da, 479
- formigas e, 594
- raiz de, 438
Álcali, 685
Acer
- alburno, 501
- cerne, 501
- negundo, caule, 494
- *saccharum,* 464, 505
- - abscisão na folha de, 475
Acetabularia, 266
Achemilla vulgaris, folha de, 583
Achlya ambisexualis, 231
- controle hormonal da sexualidade, 229
Achnanthes, 239
Acidez dos solos, 560
Ácido
- abscísico, 509, 518
- - definição, 685
- - direção da expansão celular, 521
- - e as relações hídricas, 518
- - e o desenvolvimento de sementes, 518
- - efeitos do, 510
- - expressão gênica, 521
- - local da biossíntese, 510
- - natureza do, 510
- - taxa da divisão celular, 521
- - taxa da expansão celular, 521
- - transporte do, 510
- clorídrico, 670
- definição, 669, 685
- desoxirribonucléico, 685
- escala de pH, 670
- geberélico, 518
- indol-acético, 511
- indolilacético, 685
- liquênicos, 210
- nucléicos, 55, 685
- pirúvico, 78
- ribonucléico, 685
Acinetos, 180
- definição, 685
Aclimatação, 546, 685
Acoplamento químio-osmótico, 86
- definição, 685
Acrasiomicetos, 163
Acrasiomycota, 230, 232
Actina, 27
Actinomorfa, 685
Açúcar, transporte no floema, 585
Ação hormonal, bases moleculares da, 519
- controle hormonal e a expressão gênica, 520
- receptores hormonais e as vias de respostas, 523
- regulação hormonal da expansão celular, 521
Adaptação, 685
- ao frio, 685
Adenina, 685
Adenosina trifosfato, 685
Adenovírus, 186
Adesão, 685
Adnado, 685
ADP, 685
Adsorção, 685
Adventício, 685
Aeróbico, 685
Aesculus
- *hippocastanum*, 363
- - caules, 494
- *pavia*, 465
Afídios, no estudo do floema, 587
Aflatoxinas, 193
Agallia constricta, 188
ágar, 685
Agaricaceae, 160
Agaricales, 160
Agaricus, 160
- *bisporus,* 160
- *campestris*, 216
Agave shawii, 622
Agente laranja, 514
Agoseris, 384, 402
Agricultura
- auto-sustentável, 532
- engenharia genética, 658
- melhorando a qualidade das culturas, 651
- - milho híbrido, 652
- - preservando e usando a diversidade genética das culturas, 653
- - progressos nos Centros Internacionais de Melhoramento Vegetal, 652
- - triticale, 652
- mundial, 647
- no Novo Mundo, 642
- no Velho Mundo, 639
- novas culturas, 654
- primórdios da, 639
- situação presente, 651
- solos e, 570
Agrobacterium, 184
- *tumefaciens,* 527, 530
- - como vetor em transferências de DNA, 531
Agrotis tenuis, 107, 143, 444
Água, 42
- absorção pelas raízes, 580
- armazenagem de, 481
- ciclo da, 559
- como solvente, 668
- crescimento da planta e, 509
- e a ponte de hidrogênio, 668
- movimento
- - apoplástico, 581
- - através da placenta, 574
- - simplástico, 581
- - transcelular, 581
- no girassol, 574
- princípios do movimento da
- - difusão, 57
- - fluxo de massa, 56
- - osmose, 58
- solos e, 557
- transpiração, 574
- transporte de, 578
AIA, 685
AIDS, fungos e, 206
Aipo, ver *Apium graveolens*, 479
Albizzia polyphylla, 401
Alburno, 501, 685
Alcalina, 685
Alcalóides, 685
Alder, red, 505
Alelo, 685
- dominante, 685
Alelopatia, 596, 685
Aleurona, 685
Alface, ver *Lactuca sativa*
Alga(s), 163
- da neve, 260
- definição, 686
- douradas, 238
- e atividades humanas, 251
- *Eucheuma*, 251
- pardas, 249, 230
- - divisão Phaeophyta, 254
- - ectocarpus, 255
- - fucus, 255
- - tamanho, 254
- unicelulares, 226
- verde-amareladas, 241
- verdes, 249, 230
- - *Acetabularia*, 266
- - *Chlamydomonas*, 159, 267, 270
- - *Chlorella*, 269
- - Chlorophyceae, 267
- - *Cladophora,* 264, 265
- - classe Charophyceae, 261
- - classificação, 260
- - *Codium magnum,* 266

- - *Coleochaete*, 250
- - divisão Chlorophyta, 256
- - - celular, 256
- - eudorina, 271
- - *Fritschiella*, 273
- - *Halimeda*, 267, 268
- - *Oedogonium*, 273
- - *Parka*, 250
- - sifonáceas, 267
- - simbiônticas, 273
- - *Stigeoclonium*, 272
- - *stoneworts*, 250, 264
- - *Tetraselmis convulatae*, 273
- - *Ulothrix zonata*, 265, 266
- - ulva, 265
- - ulvophyceae, 264
- - *Ventricaria*, 266
- - *Volvox*, 271
- vermelhas, 249
- - anéis polares, 250
- - *Batrachospermum*, 250, 252
- - cloroplastos das, 250
- - composição, 250
- - coralináceas, 250
- - divisão Rhodophyta, 250
- - palmaria, 252
- - paredes celulares das, 250
- - *Polysiphonia*, 253, 254
- - Porphyra, 251
Algodão, 642
Alimentos, armazenagem de, 479
Allard, H.A., 538
Allium cepa, 17, 37, 417, 418
- bulbo de, 483
- raiz, 439
Alnus, 181
- *rubra*, 182, 426, 505
- simbiose de fixação de nitrogênio, 566
Alterna, 686
Alternância de gerações, 686
Amanita muscaria, 3, 215
Amaranthus retroflexus, 90
Amaryllis belladonna, 391
Amebóide, 686
Amentilho, 686
Amido, 102
- definição, 686
Amieiro, ver *Alnus*
Amilase, 686
Amiloplastos, 19
- definição, 686
Aminoácidos, 49
- definição, 686
- fórmula geral, 51
Aminoacila, 130
Ammodytes, 602
Amônia, 2
Amonificação, 566
- definição, 686
Amorphophallus titanum, 387
Anabaena, 179, 180, 182, 566
- *azollae*, 183, 327
Anabolismo, 686
Anaeróbico, 686
Anáfase I e II, 115, 117
- definição, 686
Anáfase, 36
Anaformo, 202
Análise filogenética, 376
Análogo, 686
Ananas comosus, 107
- cultivo no México, 643
- estômatos, 577
- hormônios e, 509
Anatomia, 686
- Kranz, 686
- vegetal, 7
Androceu, 357, 380
- definição, 686
Androécio, 283
Andropogon gerardi, 628
Anel(is)
- de crescimento, 499, 686
- - falsos, 499
- polares, 250
Anelamento, 686
Anethum graveolens, 647
Anfípoda, 602
Angiospermas, 354-373
- ancestrais das, 374
- definição, 686
- evolução da flor, 380
- evolução dos, 374-407
- irradiação adaptativa das, 378
- origem das, 377
- parasitas, 357
- saprófitas, 357
Angophora woodsiana, 388
Ångström, 686
Animalia, 163
Ânions, 664
- definição, 686
Anisogamia, 270, 686
Ansa, 686
Antera, 686
Anterídio, 686
Anteridióforos, 283, 686
Anterozóide, 686
Anthoceros, 285
Anthophyta, 160
Anthophyta, 334
Anthreptes collarii, 395
Anthurium, 386
Antibióticos, 205
- definição, 686
Anticlinal, 686
Antilocapra americana, 629
Antípodas, 686
Antóceros, 279
Antocianina, 686
Antracnoses, 203
Ânulo, 309
- definição, 686
Aparelho oosférico, 686
Apiaceae, 374
Apis mellifera, 389
Apium graveolens, 479
Apoenzima, 73
Apogamia, 317
Apomixia, 148
- definição, 686
Apoplasto, 686
Apotécio, 686
Apressório, 686
Aquênio, 686
Aquilegia canadensis, 395
Ar, poluição do, 474
Arabidopsis thaliana, 528, 549
Arachis hypogaea, 478, 643
Araucaria heterophylla, 343, 375
Arbúsculos, 221
Arbusto
- de sálvia, 597
- definição, 686
Arceuthobium, 402
Archaeanthus linnenbergeri, 380, 402
Archaebacteria, 163, 176
- definição, 676
- halófitos, 177
- Methanosarcina, 177
- termofílica, 177
- Thermoplasma, 177
Archaeopteris macilenta, 336
Arctostaphylos, 148
- *viscida*, 416
Área
- civada, 686
- equivalente inglês, 674
- quantidade, 674
- símbolo, 674
- unidade fundamental, 674
- valor numérico, 674
Argyroxiphium, 150
- *sandwicense*, 151
Arilo, 686
Aristida purpurea, 437
Aristolóquia, caule de, 491
Armazenagem
- de água, 479
- de alimentos, 479
Arquegônio, 686
Arquegonióforos, 283
- definição, 686
Artefato, 686
Artemisia
- *biennis*, 158
- *dracunculus*, 647
- *tridentata*, 622
Árvore(s)
- de *Abies balsamea*, 605
- de Josué, 622
- definição, 686
Aryza sativa, 106
Asclepiadaceae, 479, 600
Asclepias, 400, 405
- *curassavica*, 404
Ascleria ruficornis, 388
Asco, 199
- definição, 686
Ascodesmis nigricans, 200
Ascogônio, 201
- definição, 686
Ascoma, 199
- de Coniochaeta, 200
- de *Erysiphe aggregata*, 200
- definição, 687
Ascomicetos, 198
- ciclo de vida de um, 199
- unicelulares, 201
Ascosporos, 199
- definição, 687
Asparagus officinalis, 478
- ramos flexíveis, 481
Aspargo, ver *Asparagus officinalis*
Aspergillus, 202
- *flavus*, 205, 206
- *nidulans*, 203
- *oryzae*, 203, 205
- *parasiticus*, 205
Asplenium
- *rhizophyllum*, 416, 417
- *viride*, 617
Asseptato, 687
Assimilação de nitrogênio, 568
Aster, 626
Asteraceae, 371, 383, 384
Atmosfera
- aeróbica, 3
- anaeróbica, 2
- primitiva, 2
Átomos, 662
- definição, 687
ATP, 76
- na fotossíntese, 92, 99
- na respiração, 78
- sintase, 86
- - definição, 687
ATPase, 29, 86
Atriplex, 432, 566
Australopithecus, 638
Auto-radiografia, 687
Autoécio, 687
Autopolinização, 370
Autotrófico, 687
Autótrofos quimiossintetizantes, 568
Auxinas, 509
- como tratamento para as plantas, 514
- definição, 687
- direção da expansão celular, 521
- e a diferenciação celular, 512
- e o câmbio vascular, 513
- e o controle da abscisão, 514
- e o controle das invasoras, 514
- e o crescimento dos frutos, 513
- efeitos, 510
- expressão gênica, 521
- local da biossíntese da, 510
- nas respostas geotrópicas, 535
- natureza da, 510
- sintéticas, 514
- taxa da divisão celular, 521
- taxa da expansão celular, 521
- transporte das, 510, 512
Avena sativa, 106, 419, 436, 511, 518
Avicennia germinans, 452
Axelrod, Daniel, 378
Axila, 687
Axilar, 687
Azedinha, folhas de, 538
Azolla, 182, 327, 566
- *filiculonides*, 565
Azotobacter, 566

B

Bacillariophyceae, 238
Bacillus
- *cereus*, 596
- *thuringiensis*, 530
Bacilos, 173, 174
- definição, 687
Bactérias, 172-184 (ver também procariontes)
- anaeróbicas facultativas, 174
- anaeróbicas obrigatórias, 174
- classificação das, 173
- cromossomos, 173
- definição, 687
- DNA das, 173
- e o funcionamento do ecossistema, 174
- ecologia das, 174
- estrutura das, 173
- evolução, 172
- fixadoras de nitrogênio e o ciclo do nitrogênio, 181
- - definição, 687
- formas de, 174, 175
- fotossintetizantes, 181
- grupos, principais, 176
- lisogênica, 687
- membranas das, 173
- patogênicas de plantas, 183
- quimioautotróficas, 174
- replicação, 176
- *Salmonella*, 530
- saprófitas, 174
- vermelhas sulfurosas, 91
Bacteriófago, 687
Bacterióides, 562
Bacteriologia, 9
Báculos de ostrich, 324
Baga
- de Lonicera, 403
- definição, 687
Bainha, 687
Baldwin, Bruce, 150
Banana, 642
Banda pré-prófase, 687
Barbarea vulgaris, 554
Barrel cactus, 624
Bases, 669
- definição, 687
- nitrogenada, 687
- pirimídica, 687
- púrica, 687
Basídio, 210
- definição, 687
Basidioma, 214
- definição, 687
Basidiomicetos, 215
Basidiomycota, 160
Basidiósporo, 210
- de *Coprinus cinereus*, 213
- definição, 687
Batata inglesa, ver *Solanum tuberosum*
Bateson, William, 122
Batrachospermum, 250, 253
Beija-flor calypte, 394
Belt, Thomas, 594
Berberis, 220
Beta vulgaris, 451, 452, 648
Beterraba, 451, 452, 648
Betula
- alburno, 501
- *alleghaniensis*, 505
- cerne, 501
- *papyrifera*, 398
- - casca, 495
- - lebres de regiões árticas e, 599
Bidens, 383
Bienal, 687
Biologia
- dos fungos, 193
- dos liquens, 208
- e as leis termodinâmicas, 71
- molecular, 7
- vegetal, 7
Bioluminescência, 88
Biomas, 7, 593, 612-637
- a vida sobre a terra, 612
- campos, 624
- coníferas, 627
- definição, 687
- desertos, 622
- - da América do Norte, 621
- - da Grande Bacia, 621
- - de Chihuahua, 621
- - de Mojave, 621
- - de Sonora, 621
- distribuição pelo mundo, 614
- escrube mediterrâneo, 631
- florestas
- - pluviais, 613
- - temperadas decíduas, 625
- - temperadas mistas, 627
- - tropicais decíduas, 618
- savanas, 618
- taiga, 632
- tundra ártica, 635
Biomassa, 601
- definição, 687
Biosfera, 687
Biotecnologia
- de plantas, 524
- - engenharia genética, 525
- - função da cultura de tecidos na propagação clonal, 525
- - totipotência, 525
- definição, 687
Biótico, 687
Birch, yellow, 505
Bivalente, 687
Black cherries, 604
Blackberries, 604
Blackman, F.F., 91
Blooms, 179
- de *Trichodesmium*, 179
Bluebell, 157
Blueberries, 517
Bolhas sobre folhas de planta aquática, 92
Bolting, 519
Bombardeamento de partículas, 532
Bombas, 687
Bombus, 391
Bonner, James, 540
Borboleta do mar, 602
Boro, 553
- concentração em plantas sadias, 555
- forma de absorção, 555
- funções importantes, 555
Borthwick, Harry A., 542
Botânica, 1-11
- definição, 7
- e o futuro, 9
Botrychium, 313
Bráctea, 687
Bradyrhizobium, 181, 182, 561
- *japonicum*
- - infecção da soja por, 563
- - simbioses fixadoras de nitrogênio, 562
Brassica
- *napus* var. *napobrassica*, 584
- *nigra*, 647
- *oleracea* var. *capitata*, 479, 521
- *oleracea* var. *coulocarpa*, 479, 483
- - florescimento, 519
- *oleracea*, 148
Brassicaceae, 371, 400, 404
Briggs, Winslow, 534, 535
Briófitas, 276-293
- antóceros, 284
- definição, 687
- hepáticas, 278
- - folhosas, 283
- - talosas, 283
- musgos, 286
- - de granito, 289
- - verdadeiros, 286
- natureza das, 277
Bristlecone pine, 499, 502
Brook, Hubbard, 599
Broto chupão ou ladrão, 687
Bryophyta, 167
Bryopsida, 286
Bulblet fern, 169
Bulbo, 479
- definição, 687

C

Caatinga, 614
Cacau, 404, 643, 648
Cactaceae, 107, 479
Cacto
- *barrel*, 622
- como funciona o, 624
- saguaro, 356, 622
Cactoblastis cactorum, 597
Cadeia alimentar, 601
- definição, 687
Cadeia transportadora de elétrons, 79, 82
Cofator, 689
Café, 642
Calamites, 322, 332
Calaza, 687
Cálcio
- concentração em plantas sadias, 555
- estrutura atômica, 662
- forma de absorção, 555
- funções importantes, 555
- na resposta geotrópica, 535
Calcita, 556
Cálice, 357
- definição, 687
Caliptra, 278
- definição, 687
Callitriche heterophylla, 473
Callixylon newberryi, 335
Calmodulina, 535
Calo, 687
Calocedrus decurrens, 169, 605
Caloria, 687
Calose, 687
Calothrix, 179
Calvin, ciclo de, 100
- resumo, 101
CAM, 687
- fotossíntese, 479
- plantas, 107
Camada de crescimento anual, 499
- definição, 687
Câmbio
- da casca, 420, 451, 484, 488, 687
- definição, 687
- fascicular, 487, 688
- interfascicular, 487, 688
- vascular, 420, 484, 485, 688
- - auxinas e o, 513
CAMP, 233, 237
Campos, 624
- de pontoação primária, 688
Cana-de-açúcar, ver *Saccharum officinarum*
Canal(ais)
- iônicos pelo monitoramento de Patch-Clamp, 62
- protéicos, 688
- resinífero, 688
- resiníferos, 496
Cancro cítrico, 184
Candida albicans, 206
Cannabis sativa, 360, 405, 406
Capacidade de campo, 688
Capim pé-de-galinha, ver *Poa annua*
Capsella bursa-pastoris, 413
Capsicum
- *frutescens*, 187
- spp, 643, 647
Capsídeo, 688
Cápsula, 173
- definição, 688
Carboidratos, 43
- definição, 688
Carbonífero, plantas do, 322
Carbono
- ciclo do, 104
- concentração em plantas sadias, 555
- eletronegatividade, 665
- estrutura atômica, 662
- fixação do, 92
- forma de absorção, 555
- funções importantes, 555
- radioativo, datação por, 48
- redução do, 100
Cardo, 384
Cariogamia, 201
- definição, 688
Cariopse, 688
Carnegiea gigantea, 183, 356, 622
Carnívoros, 688
Caroteno, 688
Carotenóides, 95
- definição, 688

Carpelada, 688
Carpelo, 356, 382
- definição, 688
Carpogônio, 252
- definição, 688
Carposporângios, 254
- definição, 688
Carposporófito, 252
Carpósporos, 252
- definição, 688
Carr, Gerald, 150
Carregamento de floema, 688
Carum carvi, 647
Carvalho-branco, ver *Quercus alba*; Madeira
Carvalho-vermelho, ver *Quercus rubra*; Madeira
Carya
- *cordifonis*, 505
- *ovata*, 408, 484
- - casca, 495
- - folhas da, 465
Casca, 492
- de *Robinia pseudo-acacia*, 492
- definição, 688
- externa, 493
- - definição, 688
- interna, 493
- - definição, 688
Catabolismo, 688
Catalisador
- definição, 688
- enzimas como, 52, 72
- - hipótese do ajuste induzido, 73
- - sítio ativo, 72
Catalpa
- alburno, 501
- cerne, 501
Catharanthus roseus, 657
Cátions, 664
- definição, 688
- troca de, 560
Caule, 5, 454
- crescimento secundário em, 484-506
- - câmbio vascular, 485
- - efeito no corpo primário do caule, 487
- - - casca, 492
- - - lenticelas, 489
- - - periderme, 487
- - madeira, 496
- de alfafa, 457, 460
- de aristolóquia, 491
- de *Chenopodium glaucum*, 463
- de *Medicago*, 458
- de *Nicotiana glauca*, 527
- de *Pinus* sp, 503
- de *Quercus rubra*, 491
- de *Ranunculus*, 458
- de *Sambucus*, 458
- de tabaco, 463
- de *Tilia*, 458
- de *Zea mays*, 457, 459, 461
- definição, 688
- do milho, 457
- do ranúnculo, 457
- do sabugueiro-do-canadá, 457, 459
- estrutura primária do, 457
- modificações do, 478
- periderme, 487
- tecidos primários do, origem e crescimento, 455
- tecidos vasculares do, 460
Cavitação, 579
Caytonia, 377
Ceanothus, 148, 149
- *cuneatus*, 149
- *gloriosus*, 149
Ceanothus, 182
Cebola, desenvolvimento da semente, ver também *Allium cepa*
- ápice do eixo caulinar, 418
- ápice radicular, 418
- bulbo, 418
- cotilédone, 418
- eixo nipocótilo-radicular, 418
- endosperma, 418
- folha, 418
- raízes, 418
- tegumento da semente, 418
Célula(s)
- albuminosa, 431
- - características, 435
- - definição, 688
- - função, 435
- - localização, 435
- androgoniais, 277
- - definição, 688
- anexa, 688
- buliformes, 470
- - definição, 688
- colênquima, 422
- - características, 434
- - função, 434
- - localização, 434
- companheiras, 429
- - características, 435
- - definição, 688
- - função, 435
- - localização, 435
- composição molecular das, 42-55
- - ácidos nucléicos, 55
- - carboidratos, 43
- - lipídios, 47
- - moléculas orgânicas, 42
- - proteínas, 49
- crivada, 688
- - características, 435
- - função, 435
- - localização, 435
- da feloderma, 488
- de algas gigantes, actina e miosina na corrente citoplasmática em, 29
- de colênquima, 688
- de esclerênquima, 688
- de folha de *Elodea*, 60
- de fusão, 202
- de parênquima, 688
- de passagem, 444
- - definição, 688
- de transferência, 422
- - definição, 688
- definição, 688
- derivadas, 420
- do canal do pescoço, 277
- do corpo, 688
- do floema, 428
- do pé, 688
- do tubo, 688
- do xilema, 424
- elemento de tubo crivado
- - características, 435
- - função, 435
- - localização, 435
- elemento de vaso
- - características, 434
- - função, 434
- - localização, 434
- epidérmicas das folhas, 464
- esclereídes
- - características, 434
- - função, 434
- - localização, 434
- esclerenquimáticas, 423
- estéril, 688
- eucariótica, 13
- fibras
- - características, 434
- - função, 434
- - localização, 434
- geradora, 688
- guarda, 431, 689
- heterotróficas, 2
- iniciais, 420
- movimento de substâncias para dentro e para fora das, 56-67
- - endocitose, 63
- - estrutura das membranas celulares, 61
- - exocitose, 63
- - princípios do movimento da água, 56
- - transporte de solutos através das membranas, 61
- - transporte via plasmodesmas, 65
- mãe de esporo, 688
- mãe de megásporo, 688
- parênquima, 421
- - características, 434
- - função, 434
- - localização, 434
- poliplóides, 148
- primeiras, 1
- primitivas, 2
- procarióticas, 3
- protalar, 688
- somática híbrida, 525
- - definição, 689
- subsidiárias, 432, 688
- traqueíde
- - características, 434
- - função, 434
- - localização, 434
- vegetal, 15
- - com cloroplastos, 18
- - Elodea, 16
- - parede celular, 15
Celulase, 689
Celulose, 30
- definição, 689
Cenocítico, 689
Cenococcum geophilum, 594
Centríolo, 689
Centro
- de reação, 689
- quiescente, 440, 689
Centrômeros, 35
- definição, 689
Centrospermae, 398
Centrossomo, 36
Ceras, 30, 47
Cercis canadensis, 23
Cerne, 501, 689
Cevada, ver *Hordeum vulgare*
Chaetomium, 193
Chailakhyan, M.Kh., 543, 544
Chaparral, 632
Chara, 29
Charales, 262
Charophyceae, 262
Chenopodium quinoa, 645
Cherry, black, 505
Chimaphila umbellata, 382
Chlamydomonas, 159, 267, 269
Chlorella, 228, 269
Chlorophyceae
- coloniais
- - móveis, 270
- - não-móveis, 270
- filamentosas, 272
- parenquimatosas, 272
- unicelulares
- - móveis, 267
- - não-móveis, 269
Chlorophyta, 230
Chondromyces crocatus, 175
Chondrus crispus, 251
Chorthippus parallelus, 114
Chrysanthemum, 541
- *indicum*, 543
Chrysophyceae, 238
Chrysophyta, 230
Chuva ácida, 476, 571
Chytridiomycota, 227, 228, 230, 231
Cianidina, 399
Cianobactéria, 178
Cicatriz
- de feixe, 689
- foliar, 473
- - definição, 689
Cicer arietinum, 639
Ciclagem de nutrientes, 599
Ciclina, 34
Ciclo(s)
- celular, 34
- - citocinese, 38
- - interfase, 34
- - mitose, 34
- das pentoses fosfato, 689
- de Calvin, 689
- de Krebs, 79, 82, 689
- de nutrientes, 560
- - impacto do homem nos, 570
- de vida, 689
- do ácido tricarboxílico, 689
- do carbono, 689
- do fósforo, 569
- do glioxilato, 689
- do nitrogênio, nitrogênio e o, 560
- parassexual, 689
Ciclose, 16
- definição, 689

Ciclosporina, 193
Cicuta maculata, 359
Cilindro vascular, 444
Cílios, 28
- definição, 689
Cinetina, 515
- definição, 689
Cinetócoros, 35
- definição, 689
Cinnamomum zeylanicum, 646
Cipselas de *Arctium*, 401
Cirsium pastoris, 384
Cisterna, 689
Citocinas, 509
- definição, 689
- direção da expansão celular, 521
- efeitos das, 510
- expressão gênica, 521
- local da biossíntese, 510
- natureza das, 510
- taxa da divisão celular, 521
- taxa da expansão celular, 521
- transporte, 510
Citocinese, 34, 38
- definição, 689
Citocininas, 515
- divisão celular, 516
- e a formação de órgãos em cultura de tecidos, 516
- e a senescência foliar, 516
Citocromos, 83
- definição, 689
Citoesqueleto, 26
- definição, 689
Citologia, 7
- definição, 689
Citoplasma, 16
- definição, 689
Citose, 34
Citosol, 16
Citrus, 184, 641
Cladística, 376
- definição, 689
Clado, 376
Cladófilos, 478
- definição, 689
Cladogramas, 376
Cladonia
- *cristatella*, 208
- *subtenuis*, 208
Cladophora, 264
Cladosporium herbarum, 193
Clareiras, 604
Clarkia cylindrica, 373
Clasmatocolea puccionana, 284
Classe
- Gasteromycetes, 216
- Hymenomycetes, 214
- Teliomycetes, 220
Clatrina, 64
Clausen, Jens, 145
Clavariaceaea, 167
Clavibacter, 184
Claviceps purpurea, 204
Claytonia virginiana, 403
Cleistotécio, 689
Clima, modificações locais no, 613
Climatério, 517
Cline, 689
Clonagem, 689
Clorênquima, 689
Cloro, 553
- concentração em plantas sadias, 555
- eletronegatividade, 665
- estrutura atômica, 662
- forma de absorção, 555
- funções importantes, 555
Clorofila, 95, 542, 689
Cloroplastos, 17, 163, 689
- origem evolutiva dos, 21
Clorose, 689
Clostridium, 566
- *tetani*, 174
Clupea harengus, 602
Coalescência, 689
Cobalto, 553
- concentração em plantas sadias, 555
- forma de absorção, 555
- funções importantes, 555
Cobre, 553
- concentração em plantas sadias, 555
- forma de absorção, 555
- funções importantes, 555
Cocaína, 406
Cocos, 173, 174
- *nucifera*, 355, 400, 515, 648
Código genético, 689
Codium magnum, 266
Códon, 689
Coenzima, 73, 689
Coesão, 689
Coffea arabica, 642
Cogumelo
- ciclo de vida de um, 212
- comestível, 216
- *Hygrocybe aurantiosplendens*, 193
- lamelas, 216
- venenoso, 216
- volva, 216
Coifa, 438
- definição, 689
Cole, Lamont, 601
Colênquima, 422
- definição, 690
Coleochaete, 250, 263, 295
Coleoptile, 690
Coleóptilo, 412
Coleorriza, 412
- definição, 690
Coleus blumei, 455
Colocasia esculenta, 641
Colóide, 690
Combustíveis fósseis, 690
Commelina communis, folhas de, 576
Commelinales, 160
Competição, 595
- definição, 690
Complexo de Golgi, 25
Compostagem, 571
Composto, 690
Comprimento
- equivalente inglês, 674
- quantidade, 674
- símbolo, 674
- unidade fundamental, 674
- valor numérico, 674
Comunidade(s), 593
- ciclagem de nutrientes, 599
- clímax, 610
- - definição, 690
- definição, 690
- desenvolvimento de, 603
- evolução das, 5
- interações entre organismos, 594
- níveis tróficos, 601
Conato, 690
Conidióforos, 199
- definição, 690
Conídios, 199
- definição, 690
Coníferas, 337, 343
- definição, 690
Coniferophyta, 334, 336
Conjugação, 690
Consumidores
- definição, 690
- primários, 601
- secundários, 601
Controle hormonal da sexualidade em *Achlya ambisexualis*, 232
Convergência evolutiva, 376
Convolvulus arvensis, 445
Cooksonia, 4, 295, 302
Copépodos, 602
Coqueiro, 355, 400, 515, 648
Cor das flores, 396
Cordaites, 332
Cordões de infecção, 562
Coreopsis, 629
Cormos, 479
- definição, 690
Cornus florida, 203
Corola, 357
- definição, 690
Corpo das plantas
- desenvolvimento inicial, 409-419
- primário, 690
- secundário, 690
- vasculares, 296
- - câmbio
- - - da casca, 297
- - - vascular, 297
- - elementos
- - - crivados, 297
- - - de vaso, 297
- - - traqueais, 297
- - estelos, 297
- - eustelo, 297
- - floema secundário, 297
- - folhas, origem, 298
- - lacunas foliares, 297
- - medula, 297
- - periderme, 297
- - protostelo, 297
- - raízes, origem, 298
- - secundário, 297
- - sifonostelo, 297
- - sistema caulinar, 296
- - sistema radicular, 296
- - sistemas de tecidos
- - - dérmico, 296
- - - fundamental, 296
- - - vascular, 296
- - traços foliares, 297
- - traqueídes, 297
- - xilema secundário, 297
Corpúsculo(s)
- basal, 28, 690
- de Golgi, 25
- prolamelares, 19
Corrente(s)
- citoplasmática, 16
- de ar, transpiração e, 577
- transpiratória, 581
Corte
- paradérmico, 690
- radial, 690
- tangencial, 690
- transversal, 690
Córtex, 441, 457
- definição, 690
Costa, 4
Cotilédone, 690
Cotransporte, 690
Cottonwood, 505
Couve-rábano, ver *Brassica oleracea* var. *caulocarpa*
Crassulaceae, 107
Crassuláceas, metabolismo ácido das, 107
Crataegus, 148
Crescimento(s)
- ácido, 523
- da população humana, 649
- das raízes, 438
- determinado, 690
- dos frutos, auxina e o, 513
- indeterminado, 690
- primário, 420
- - definição, 690
- secundário, 690
- vegetal, 5
- - fatores externos e o, 534-551
- - - controle hormonal da floração, 543
- - - dormência, 545
- - - fotoperiodismo, 538
- - - frio e as respostas de floração, 547
- - - movimentos násticos, 547
- - - rastreamento solar, 549
- - - ritmos circadianos, 536
- - - tigmomorfogênese, 548
- - - tropismo, 534
Crick, Francis, 124
Criptógamas, 690
Crisófitas, 238
Crisolaminarina, 690
Cristas mitocondriais, 20
- definição, 690
Crocus sativus, 647
Cromatina, 16
- definição, 690
Cromatóforo, 690
Cromóforo, 542
Cromoplastos, 19
- definição, 690
Cromossomos, 16
- bacteriano, 173

- condensado, 38
- definição, 690
- eucarióticos, estrutura dos, 112
- homólogos, 690
Cromossomos, 36
Crossing-over, 114, 690
Crosta terrestre, intemperismo, 556
Croton, sistema caulinar
- ápice do, 454
- entrenó, 454
- gema, 454
- nó, 454
Crown gall, 184
Crozier, 201
Crucibulum laeve, 217
Crustáceo, 602
Cruzamento, 690
Cryphonectria parasitica, 198
Crypthecodinium cohnii, 244
Cucumis sativus, 512, 513, 517
Cucurbita maxima, 416, 423, 425, 429, 430
Cultura de meristemas para produção de plantas livres de patógenos, 525
Cucurbita pepo, 446
- cultivo no México, 643
Cuscuta salina, 357
Cutícula, 5, 575
- definição, 690
Cutina, 30, 47
Cyathea, 309
Cycadales, 345
Cycadophyta, 334, 336, 376
- evolução, 375
Cymbidium, 169
Cypripedium calceolus, 156
Cypris, 602
Cyrtomium falcatum, 326
Cystopteris bulbifera, 169

D

Dactylis glomerata, 143
Danaus plexippus, 600
Danish, 203
Darwin, Charles, 138
- experimento de, 511
Daucus carota, 452
- florescimento, 519
- tecido de floema do, 525
Decompositores, 601
- definição, 690
Deiscência, 691
Deisenhofer, Johann, 96
Delfinidina, 399
Dennstaedtia punctilobula, 325
Desenvolvimento
- da flor, 474
- da semente, 367
- do fruto, 367
Desertos, 614, 622
- plantas de, 622
- polar, 614
Desmídias, 263
Desmotúbulo, 33, 66
- definição, 691
Desnaturação, 50, 75
Desnitrificação, 183, 569
- definição, 691
Desoxirribose, 691
Deutério, 691
Deuteromycota, 202
Dia-heliotropismo, 550
Diatomáceas, 230, 239
- cêntricas, 239
- motilidade das, 241
- penadas, 239
Dicário, 691
Dicariótico, 201, 691
Dicentra cucullaria, 403
Dicotiledôneas, 356, 409
- definição, 691
- lenhosa, 487
- raiz de, 438
Dicotimia, 691
Dictiossomo, 25
- definição, 691
Dictyophora duplicata, 618
Dictyostelium, 233
- *aureum*, 64
- *discoideum*, 233, 237
- - ciclo de vida, 235
- *mucoroides*, 234, 235
Dieffenbachia, 79
Diener, Theodor O., 189
Diferenciação, 421
- definição, 691
- sexual, auxinas e a, 512
Difusão, 57, 58
- definição, 691
- facilitada, 691
Digestão, 691
Digitaria sanguinalis, 107
Dimorfismo
- definição, 691
- foliar em plantas aquáticas, 473
Dinobryon, 238
Dinoflagelados, 230, 242
- aparência dos, 242
- mitose em, 244
Dióico, 691
Dionaea muscipula, 479, 548
Dioscorea spp, 642
Diospyros, 33
- *virginiana*, 505
Dióxido de carbono, 509
- nos movimentos estomáticos, 576
Diphasiastrum digitatum, 169, 304
Diphasiastrum, 304
Diplóide, 16
- definição, 691
Diploidia, evolução da, 166
Dischidia raflesiana, 450, 452
Dispersão dos esporos em hepáticas, 279
Dissacarídeos, 43
- definição, 691
Distal, 691
Divisão
- ascomycota, 198
- basidiomycota, 210
- celular, 34
- chyptridiomycota, 231
- - definição, 691
- chrysophyta, 238
- definição, 691
- euglenophyta, 245
- myxomycota, 236
- phaeophyta, 249
- pyrrhophyta, 242
- rhodophyta, 249
- zygomycota, 195
DNA (ácido desoxirribonucléico), 55
- bacteriano, 176
- célula eucariótica e, 13
- complementar, 691
- composição em várias espécies, 125
- cromossômico, 176
- das bactérias, 173
- de eritrócito de galinha, 113
- definição, 685
- do plastídeo, 19
- dupla estrutura da cadeia de parte de uma molécula de, 127
- espaçador, 112
- fator de crescimento a partir do, 515
- forquilhas de replicação do DNA, 127
- fragmentos Okazaki, 128
- modelo de Watson e Crick, 126, 128
- mutação e, 123
- natureza do, 124
- - dupla hélice, 125
- - molécula que copia a si mesma, 125
- origem de replicação, 127
- recombinante, 525, 691
- satélite, 691
- sumário da replicação, 128
- transcrevendo RNA de, 129
- unidades que formam o, 54
- vírus e, 184
Dodecatheon pauciflorum, 359
Doenças virais de plantas, 187
Doliporo, 210
Dominância
- apical, 454, 512
- - definição, 691
- incompleta, 120
Dormência, 545
- definição, 691
- em gemas, 546
- em sementes, 545
Dormina, 518
Drepanophycus, 295
Drosera sp, 479
Dryopteris crassirhizoma, 515
Dubautia, 150
- *reticulata*, 151
- *scabra*, 151
Dupla fecundação, 691
Durvillea antarctica, 254
Dust bowl, 625

E

Earthstars, 216
Echinocereus, 390, 479
Écios, 220
- definição, 691
Eciosporo, 691
Ecologia, 7
- da restauração, 610
- das florestas temperadas decíduas, 627
- de protistas unicelulares, 227
- de *Sphagnum*, 289
- definição, 691
- e o desenvolvimento humano, 593-637
Ecossistema, 7
- ciclagem de nutrientes, 599
- componentes
- - autótrofos, 600
- - heterótrofos, 600
- de floresta, reciclagem em um, 599
- definição, 593, 691
- desenvolvimento de, 603
- fluxo de energia, 601
- grande queimada de Yellowstone, 606
- níveis tróficos, 600
Ecótipo, 691
Ectocarpus, 255, 256
Ectomicorrizas, 222
Edáfico, 691
Efeito estufa, 10
Einstein, Albert, 93
Eixo hipocótilo-radicular, 411, 691
Elaeis guineensis, 647
Elatério, 691
Elemento
- crivado, 691
- de tubo crivado, 691
- de vaso, 691
- químico, 691
- traqueal, 691
Eletrófilo, 691
Elétron(s), 662
- cadeia transportadora de, 79, 82
- definição, 691
- denso, 691
- e energia, 664
- e orbitais, 663
- fluxo não-cíclico de, 98
- ganho de, 71
- perda de um, 71
- transporte de, 555
Eletronegatividade, 665
Elettaria cardamomum, 646
Eliciadores, 598
Elodea, 16
Embebição, 58
- definição, 692
Embolia, 579
Embrião, 409
- coleóptilo, 412
- coleorriza, 412
- das dicotiledôneas, 409
- das monocotiledôneas, 409
- definição, 692
- desenvolvimento do, 409, 412
- - até a planta adulta, 415
- eixo hipocótilo-radicular, 411
- epicótilo, 409
- escutelo, 411
- funículo, 412
- hilo, 412
- hipocótilo, 409
- meristema fundamental, 412
- plúmula, 409
- pró-embrião, 412

- protoderme, 412
- radícula, 411
- suspensor, 412
- tecido fundamental, 412
Encephalartos ferox, 350
Endergônico, 692
Endocitose, 63, 64
- definição, 692
Endocruzamento, 692
Endoderme, 441
- definição, 692
Endomembranas, conceito, 26
Endomicorrizas, 221
Endonucleases de restrição, 527
Endosperma, 367
- definição, 692
Energia
- de ativação, 671
- durante a oxidação da glicose, 88
- fluxo de, 68-77
- - cofatores da ação das enzimas, 73
- - enzimas como catalisadores, 72
- - enzimas e os sistemas vivos, 72
- - fator de energia: ATP, 76
- - leis da termodinâmica, 68
- - reações de oxidação-redução, 71
- - regulação da atividade das enzimas, 75
- - vias enzimáticas, 74
- livre, 692
- produção a partir de uma molécula de glicose, 88
Engenharia genética, 525, 658
- benefícios, 532
- natural, 527
- riscos, 532
Enguia da areia, 602
Entomophthora muscae, 167
Entrenó, 692
Entropia, 692
Envelope nuclear, 16, 692
Enxertia, 692
Enxerto de *Nicotiana silvestris* e *tabacum*, 545
Enxofre, 174
- concentração em plantas sadias, 555
- eletronegatividade, 665
- estrutura atômica, 662
- forma de absorção, 555
- funções importantes, 555
Enzimas, 52
- cofatores da ação das, 73
- como catalisadores, 72
- de restrição, 527
- - definição, 692
- definição, 692
- e os sistemas vivos, 72
- regulação da atividade das, 75
- vias enzimáticas, 74
Ephedra, 352
Epicótilo, 409
- definição, 692
Epiderme, 431
- definição, 692
- nas raízes, 441
- pluriestratificada, 692
Epífitas, 616
- definição, 692
Epígea, 692
Epigenia, 692
Epiphyllum, 481
Epistático, 692
Equilíbrio
- dinâmico, 58
- pontuado, 692
- químico, 671
Equisetites, 305
Equisetum, 299, 376, 425
- *arvense*, 294, 515
- caule de, 316
- ciclo de vida de, 318
- *hyemale*, 25, 152
- *laevigatum*, 152
- *sylvaticum*, 169
Eras geológicas, 683
- cenozóico
- - clima e eventos físicos, 683
- - época, 683
- - formas de vida, 683
- - período, 683
- mesozóico
- - clima e eventos físicos, 683
- - época, 683
- - formas de vida, 683
- - período, 683
- paleozóico
- - clima e eventos físicos, 684
- - formas de vida, 684
- - período, 684
- pré-cambriano
- - clima e eventos físicos, 684
- - formas de vida, 684
Ergotismo, 204
Ervas, 484
- aromáticas, 646
- daninhas, 692
- definição, 692
Ervilha, desenvolvimento da semente
- epicótilo, 410
- estípula, 410
- hilo, 410
- micrópila, 410
- raízes, 410
- sistema caulinar jovem, 410
- tegumento da semente, 410
Erwinia
- *amylovora*, 174, 183
- *tracheiphila*, 184
Erythroxylon coca, 406
Escala
- de conversão de temperatura, 675
- de pH, 670
Escama ovulífera, 692
Escarifação, 545
Escherichia coli, 14, 134, 175, 185, 202, 530
Eschscholzia californica, 391
Esclereíde, 692
Esclerênquima, 423
- definição, 692
Esclerócio, 237
Escrube(s)
- mediterrânea, 614, 631
- meridionais, 614
Escutelo, 411
- definição, 692
Esferossomo, 692
Espádice, 386
Espata, 386
Especiarias, 646
Espécie, 158
Espectro de absorção, 692
Espermácios, 220, 692
Espermatângio, 692
Espermatófita, 692
Espermogônio, 692
Espiga, 692
Espigueta, 692
Espinho, 692
Espirilos, 173, 174, 692
Esporângio, 692
- de *Arcyria mutans*, 237
- de *Stemonitis splendens*, 237
Esporangióforo, 197, 308, 692
Esporo, 692
Esporocarpos, 317
Esporofilos, 304
- definição, 692
Esporófito, 167
- definição, 692
Esporopolenina, 692
Estames, 357
- definição, 693
Estatolitos, 693
Estelos, 297
- definição, 693
Esterigma, 214
- definição, 693
Estilete, 357
- definição, 693
Estiolamento, 693
Estioplastos, 19
- definição, 693
Estipe, 693
Estípula, 693
Estolão, 197, 479, 693
Estômatos, 431, 575
- aberto no *Cucumis sativus*, 575
- definição, 693
- fechamento dos, 575
- - no *Apium petroselium*, 575
- movimento dos, 576
- por centímetro quadrado na superfície foliar da *Nicotiana tabacum*, 575
Estômio, 309
Estratificação, 545
- definição, 693
Estrias de Caspary, 441
- definição, 693
Estróbilos, 304
- definição, 693
Estroma, 17
- definição, 693
Etálio de *Lycogala*, 237
Etileno, 509, 516
- amadurecimento dos frutos e o, 517
- biossíntese do, 517
- definição, 693
- direção da expansão celular, 521
- e a abscisão, 517
- efeitos do, 510
- expressão gênica, 521
- local da biossíntese, 510
- natureza do, 510
- taxa da divisão celular, 521
- taxa da expansão celular, 521
- transporte do, 510
Eubacteria, 163, 177
- definição, 676
Eucalyptus, 148
- *jacksonii*, 354
Eucariontes, 3, 162
- definição, 693
- relação entre os, 162
- reprodução sexual em, 111
- ribossomos em, 132
Eudorina, 271
Eugenia aromatica, 646
Euglena, 59, 245
Euglenófitas, 245, 230
Euglenophyta, 230
Euphorbia, 479
- *pulcherrima*, 395
Euphorbiaceae, 479, 655
Eusporângio, 693
Eustelo, 297
- definição, 693
Evadne, 602
Evolução, 1-5, 138-154
- bactérias e, 172
- convergente, 479, 693
- da fotossíntese, 3
- da Terra, 1
- das angiospermas, 354
- das bactérias, 1
- das células, 2
- das comunidades, 5
- das moléculas, 2
- das plantas, 1-5
- - vasculares, 294
- definição, 693
- divergência entre as populações, 144
- dos autotróficos, 3
- dos eucariontes, 3
- dos frutos, 399
- dos fungos, 194
- dos procariontes, 3
- genes, comportamento em populações, 139
- hibridização e, 147
- organismos, origem dos principais grupos de, 154
- paralela, 693
- reprodução sexual e, 143
- resposta à seleção, 142
- seleção natural, 139
Exina, 693
Exocarpo, 693
Exocitose, 63, 64
- definição, 693
Exoderme, 444
- definição, 693
Exon, 693
Exorgônio, 693
Experimento de Darwin, 511
Explantes, 525
Expressão gênica, controle hormonal e a, 520
Extensões da bainha do feixe, 470

F

Fabaceae, 401
Fagaceae, 222

Fagocitose, 64
Fagus americana, 505
Faia, 505
Família, 693
- multigênica, 693
Fármacos obtidos de plantas, 656
Fator(es)
- de energia: ATP, 76
- promotor da fase M, 34
Febre do feno, 370
Fecundação, 364
- cruzada, 693
- definição, 693
Feijão, desenvolvimento da semente
- cotilédone murcho, 410
- eixo hipocótilo-radicular, 410
- epicótilo, 410
- flor, 410
- folhas, 410
- fruto, 410
- hilo, 410
- hipocótilo, 410
- micrópila, 410
- plúmula, 410
- raízes, 410
- tegumento da semente, 410
Feixes vasculares do caule, 466
Felema, 433
Feloderma, 433, 451, 488
- definição, 693
Felogênio, 433
Fenótipo
- definição, 693
- determinação do, 124
Fermentação, 78
- alcoólica, 88
- definição, 693
- lática, 88
Ferocactus
- *acanthodes*, 624
- *melocactiformis*, 482
Ferredoxina, 693
Ferro
- concentração em plantas sadias, 555
- forma de absorção, 555
- funções importantes, 555
Fetusca arundinacea, 204
Fibra(s)
- do floema primário, 458
Fibrila, 694
Ficobilinas, 95, 178, 694
Ficocianina, 178
Ficoeritrina, 178
Ficologia, 9
- definição, 694
Ficólogos, 227
Ficoplasto, 260
- definição, 694
Ficus
- *benghalensis*, 452
- *elastica*, 431, 433
Field Museum of Natural History, 375
Filamento
- de actina, 27
- definição, 694
Filete, 694
Filo
- definição, 694
- Rhizopoda, 232, 238
Filódio, 694
Filogenia, 694
Fire blight, 183
Fisiologia
- definição, 694
- vegetal, 7
Fissão, 694
Fitoalexinas, 30, 598
- definição, 694
Fitocromo
- definição, 694
- descoberta do, 541
- - caracterização do, 542
- - isolamento do, 542
- - molécula de, 542
- - outras respostas do, 542
Fitoplâncton, 227
- definição, 694
Fixação
- do carbono, 694
- do nitrogênio, 181
- - definição, 694
- - eficiência na, 571
Fixadores de nitrogênio
- microrganismos, 566
- simbioses, 566
Flagelos, 28
- definição, 694
Flavina adenina dinucleotídeo, 84
Flavonóis, 398
Flavoproteína, 694
Floema, 5, 296, 428
- afídios no estudo do, 587
- carregamento do, 589
- definição, 694
- funcional, 496
- íons móveis do, 585
- movimento de substâncias através do, 585
- não-funcional, 496
- transporte de açúcar no, 585
- transporte do, mecanismo de, 587
Flor(es), 356
- androceu, 357, 380
- Asteraceae, 383
- autopolinização, 370
- bissexual, 694
- cálice, 357
- carpelo, 356, 382
- ciclo de vida, 360
- completa, 694
- cor das, 396
- corola, 357
- da orquídea *Ophrys*, 392
- da bananeira, 355
- de *Agave*, 396
- de Bouganvillea, 398
- de *Caltha palustris*, 391
- de cerejeira, 361
- de *Digitalis purpurea*, 390
- de *Mimulus cardinalis*, 394
- de *Neptunia pubescens*, 480
- de *Rosmarinus officinalis*, 389
- de *Yucca*, 394
- definição, 694
- desenvolvimento da, 474
- do disco, 694
- do raio, 694
- epígina, 361
- estames, 357
- estigma, 357
- estilete, 357
- evolução da, 380
- - agentes da, 383
- fecundação, 364
- gineceu, 357
- hipógina, 361
- imperfeitas, 360
- - definição, 694
- incompleta, 694
- inflorescências, 356
- irregular, 694
- megagametogênese, 363
- megasporogênese, 363
- microgametogênese, 361
- microsporogênese, 361
- Orchidaceae, 383
- ovário, 357
- pedicelo, 356
- pedúnculo, 356
- perfeitas, 360
- - definição, 694
- perianto, 357, 380
- perígina, 361
- pétalas, 357
- placenta, 357
- polinização, 364
- - pela água, 396
- - pelo vento, 394, 396
- - por abelhas, 389
- - por aves, 392
- - por bezouros, 388
- - por borboletas, 391
- - por mariposas, 391
- - por morcegos, 392
- - por moscas, 389
- - por vespas, 389
- receptáculo, 356
- sépalas, 357
- tendências evolutivas entre as, 383
- xenogamia, 370
Floração, controle hormonal da, 543
Floresta(s)
- de coníferas, 627
- de monções, 614
- mistas da costa ocidental, 614
- montanas, 614
- pluviais, 613, 614
- - tropicais, 618
- reciclagem de nutrientes em um ecossistema de, 599
- subtropicais mistas, 614
- temperadas decíduas, 614, 625
- temperadas mistas, 614, 626
- tropicais decíduas, 618
- tropicais mistas, 614
Florígeno, 544
- definição, 694
Flósculo, 694
Flucoxantina, 695
Fluxo
- cíclico de elétrons, 694
- de elétrons não-cíclico, 694
- de energia no ecossistema, 601
- de massa, 56, 587
- - definição, 694
- - hipótese do, 589
- não-cíclico de elétrons, 98
Fly agaric, 3
Foeniculum vulgare, 647
Fogo
- na vegetação do tipo mediterrâneo, 632
- nos campos, 625
Folha(s), 5
- abscisão foliar, 473
- aquática, 472
- composta, 694
- de gramíneas, 470
- de *Hordeum vulgare*, 475
- de *Lactuca sativa*, 474
- de nenúfar, 468
- de *Nerium oleander*, 468
- de *Populus deltoides*, 469
- de *Rubus*, 477
- de *Saccharum officinarum*, 470
- de sol, 472
- de *Solanum tuberosum*, 469
- de sombra, 472
- de *Syringa vulgaris*, 466
- desenvolvimento das, 470
- epiderme das, 464
- estrutura da, 462
- feixes vasculares, 466
- mesofilo, 466
- modificações da, 478
- morfologia da, 460
- origem das, 298
- simples, 694
- tecidos vasculares das, 460
- terrestre, 472
Folhosa, 694
Folículo, 694
Folíolo, 694
Foliólulo, 694
Formações lenhosas, 614
Forquilha de replicação, 694
Fosfato, 694
- taxa de absorção, 584
Fosfolipídios, 48
- definição, 694
Fosforilação
- ao nível de substrato, 81
- definição, 694
- em nível de substrato, 694
- oxidativa, 83, 694
- - controle da, 87
- - mecanismo da, 86
Fósforo
- ciclo num ecossistema terrestre, 569
- concentração em plantas sadias, 555
- eletronegatividade, 665
- estrutura atômica, 662
- forma de absorção, 555
- funções importantes, 555
Fóssil, 694
Fotoconversão, reações de, 541
Fotofosforilação, 97

- cíclica, 99
- definição, 694
- não-cíclica, 98, 99
Fotólise, 97
- definição, 694
Fóton, 694
Fotoperiodismo, 538
- bases químicas do, 541
- definição, 694
- medindo o escuro, 540
- plantas de dias longos e curtos, 539
Fotorrespiração, 103
- definição, 694
Fotossíntese, 90-109
- definição, 1, 694
- e o aparecimento do oxigênio atmosférico, 3
- natureza da luz, 92
- produtos da, 102
- visão geral da, 90
Fotossistemas, 96
- definição, 694
Fototropismo, 534
- definição, 695
- em pilobolus, 197
Fouquieria columnaris, 622
Foxtail barley, 169
Fragaria, 403, 416, 417
- *ananassa*, 514
Fragmentos de Okazaki, 695
Fragmoplasto, 260
- definição, 695
Fragmoplasto, 38
Frankia, 182
Fraxinus, 401
- alburno, 501
- americana, 505
- cerne, 501
- movimento da água, medições, 579
- *pennsylvanica*, 456
- - folhas, 465
- - var. *subintegerrina*, 494
Freixo branco, 505
Freqüência gênica, 695
Frio, e as respostas de floração, 547
Fritschiella, 273
Frolova, I.A., 544
Frondes, 313
- definição, 695
Frullania, 283
Fruto(s)
- agregado, 695
- amadurecimento e o etileno, 517
- auxinas e o crescimento dos, 513
- da planta africana *Harpagophytum*, 404
- das angiospermas, 367
- definição, 695
- desenvolvimento do, 367
- dispersão de, 400
- - pela água, 402
- - pelo vento, 400
- - por animais, 402
- do dente-de-leão, 401
- evolução dos, 399
- múltiplo, 695
- simples, 695
Fucus, 254, 255
Fungi, 160, 163
Fungos, 192-224
- aquáticos, 229
- biologia dos, 193
- *Boletus elegans*, 594
- classe
- - Gasteromycetes, 678
- - Hymenomycetes, 678
- - Teliomycetes, 678
- como decompositores, 192
- como praga, 193
- e organismos fotossintetizantes, 209
- endofíticos, 204
- evolução dos, 194
- fermentação e, 194
- grandes grupos de, 195
- - ascomicetos, 198
- - deuteromycota, 202
- - zigomicetos, 195
- imperfeitos, 202
- - definição, 695
- meiose nos, 195
- micorrizas e, 594
- mitose nos, 195
- na indústria, 193
- neurospora, 124
- parede celular dos, 194
- predadores, 205
- relação com seu ambiente, 194
- reprodução dos, 195
- terrestres e aquáticos, 677
- terrestres, 677, 678
Funículo, 363, 695
Fusarium, 598
Fusarium oxysporum, 206
Fuso mitótico, organização do, 35
Fusão
- protoplasmática, 525
- tripla, 695

G

Galápagos, ilhas, 138, 139
- tartarugas nas, 138
Gametângios
- de marchantia, 278
- de Mnium, 287
- definição, 695
Gametas, 299
- definição, 695
Gametófitos, 167, 299
- das angiospermas, 360
- de marchantia, 283
- de Rhynie, 277
- folhoso, 286
- subterrâneo de *Psilotum nudum*, 303
Gametóforos, 283
- definição, 695
Ganoderma applanatum, 215
Garner, W.W., 538
Gás oxigênio, 2
Gasteromycetes, 216
Gaul-theria procumbens, 626
Gavinhas, 478
- da videira, 481
- definição, 695
Gema, 695
- acessória, 695
Gene(s)
- definição, 695
- estrutural, 695
- evolução, 139
- limitações do sistema *Agrobacterium* na transferência de, 530
- regulador, 695
- repetidos em série, 695
- repórter, 530
Gênero, 695
Genética, 7, 111
- anáfase I, 117
- anáfase II, 117
- auto-incompatibilidade, 371
- base molecular da herança, 124
- controle, da cor em grãos de trigo, 122
- cromossomos eucarióticos, estrutura dos, 112
- das culturas, preservando e usando, 653
- determinação do fenótipo, 124
- diversidade, 654
- DNA, natureza do, 124
- dominância incompleta, 120
- herança poligênica, 122
- ligação, 122
- meiose, 112
- mendeliana, 116
- metáfase I, 117
- metáfase II, 117
- mutações, 123
- princípios da segregação, 120
- prófase I, 117
- prófase II, 117
- regulando a transcrição gênica, 134
- reprodução sexual em eucariontes, 111
- resposta de uma população à seleção, 142
- segregação independente, 120
- telófase I, final da, 117
- telófase II, 117
- tétrade, 117
Genótipo, 695
Geotropismo, 535
- negativo, 535
- positivo, 535
Geração(ões)
- alternância de, 166
- heteromorfas, 167
GERL, 24
- definição, 695
Germinação
- da semente, 415
- definição, 695
Gibberella
- *acuminata*, 195
- *fujikuroi*, 518
Gibbs, Josiah Willard, 71
Giberelinas, 509, 518
- definição, 695
- direção da expansão celular, 521
- e as sementes, 518
- e o desenvolvimento dos frutos, 519
- e o florescimento, 519
- e os mutantes anões, 518
- efeitos das, 510
- expressão gênica, 521
- local da biossíntese, 510
- natureza das, 510
- taxa da divisão celular, 521
- taxa da expansão celular, 521
- transporte das, 510
Gimnosperma, 375
- definição, 695
- dióicas, 367
Gimnospermas, 333-353, 375
- atuais, 336
- - *Cycadales*, 345
- - *Ginkgo*, 345
- - Gnetophyta, 345
- - pinheiros, 337
- crescimento da raiz e do caule, 484
- dióicas, 367
- extintas, 336
Gineceu, 357
- definição, 695
Ginkgo biloba, 28, 345, 350
Ginkgophyta, 334, 336
Girassol, 384
- água no, 574
Givnish, Thomas, 626
Gladius grandiflorus, 483
Gleditsia triacanthos, 465
Gliceraldeído 3-fosfato, 101
Glicerol, 695
Glicocálix, 173
Glicogênio, 695
Glicólise, 79
- como fonte de energia, 78
- definição, 695
- etapas da, 80
- resumo da, 81
Glicose, 695
Glioxissomos, 22
- definição, 695
Glomus, 198
Glossopteris, 377
Glycine, 368, 538
- floração, 544
- *max*, 628
- - amiloplastos do saco embrionário, 20
- - cultura nos Estados Unidos, 641
- - simbiose fixadora de nitrogênio, 562
Gnetophyta, 334, 336, 345, 352
Golgi, corpúsculos de, 25
Gonium, 270
Gonyaulax
- *polyedra*, 244
- *tamarensis*, 243
Gonyaulax polyedra, 539
Goodyera spp, 626
Gorduras, 47
- definição, 695
Gorgonzola, 203
Gossypium, 642, 643
Gotículas de água, orvalho, 581
Gowen cypress, 345
Gradiente
- de concentração, 62
- - definição, 695
- eletroquímico, 62
Gramíneas, 397
Grana, 17

- definição, 695
Grape fern, 313
Gravitropismo, 695
Griffonia simplicifolia, 401
Grupo
- hidroxila, 695
- prostético, 695
Grão
- de pólen, 695
- de-bico, 639
- definição, 695
Guaiule, 655
Guanina, 695
Gupressus goveniana, 345
Gutação, 581
- definição, 695
Gymnodinium
- *breve*, 243
- *catenella*, 243

H

Habenaria elegans, 393
Haberlandt, Gottlieb, 525
Habitat, 696
Hábito, 696
Haemanthus katherinae, 36
Hales, Stephen, 574
Halimeda, 267, 268
Halófitas, 566
Hammamelis, 400
Hamner, Karl C., 540
Haplóide, 16
- definição, 696
Haplopappus gracilis, 16
Hardin, Garrett, 595
Hardy, G.H., 140
Hardy-Weinberg, lei de, 139
- migração, 140
- mutação, 140
- seleção, 140
- tamanho da população, 140
Hartig, rede de, 222
Haustório, 696
Hedera helix, 452
Helianthus annuus, 384, 645
Hélio, estrutura atômica, 662
Heliotropismo, 549
- definição, 696
Helminthosporium maydis, 653
Helmont, Jan Baptista van, 90
Hemicelulose, 30, 45
- definição, 696
Hemiceluloses, 45
Herança, ver Genética
- base molecular da, 124
- poligênica, 122, 696
Herbáceas, 484
- definição, 696
Herbário, 696
Herbicida atrazine, 514
Herbívoros, 601
- definição, 696
Hereditariedade, 696
Hericium coralloides, 215
Hermafrodita, 696
Herpothallon sanguineum, 167
Heterocariose, 202
Heterocariótico, 696
Heterocistos, 180
- definição, 696
Heteroécio, 696
Heterogamia, 696
Heteromorfo, 696
Heterose, 696
Heterosporia, 299
Heterospório, 696
Heterotálico, 197, 696
Heterotrófico, 696
Heterotrophos, 2
Heterozigoto, 696
Hialoplasma, 696
Hibiscus esculentus, 642
Hibridação, 696
Hibridização, evolução da, 147
- poliploidia, 148
- reprodução assexual, 148
Híbrido
- definição, 696
- triticosecale, 153
Hickey, L.J., 378
Hicória, ver *Carya ovata*; Madeira
Hidrocarbonetos, 696
Hidrófita, 696
Hidrogênio, 2
- eletronegatividade, 665
- estrutura atômica, 662
Hidróides, 286
Hidrólise, 43
- definição, 696
Hidrogênio
- concentração em plantas sadias, 555
- forma de absorção, 555
- funções importantes, 555
Hidroponia, 525
Hierarquia, 376
Hiesey, William, 145
Hifas, 194
- ascógenas, 201
- - definição, 696
- receptivas, 220
Hildebrandt, A.C., 525
Hilo, 696
Himênio, 201
- definição, 696
Hipanto, 696
Hipertônico, 696
Hipocótilo, 409, 696
Hipoderme, 696
Hipógea, 696
Hipoginia, 696
Hipótese, 696
Hipotônico, 696
Hirsutismo, 432
Histona, 696
Homeostase, 696
Homo sapiens, 638
Homocariótico, 696
Homologia, 696
Homosporia, 299
Homospórico, 696
Homotálicas, 197, 696
Homozigoto, 696
Hoodia, 479
Hordeum
- *jubatum*, 169
- *vulgare*, 78, 518, 640
- - cultivo no Mediterrâneo, 639
- - e a tolerância ao sal, 572
- - folha do, 475
Horizontes, 557
Hormogônios, 178, 697
Hormônios
- definição, 509, 697
- vegetais, 509-533
- - ácido abscísico, 518
- - auxina, 511
- - bases moleculares da ação hormonal, 519
- - citocininas, 515
- - etileno, 516
- - giberelinas, 518
Hornworts, 262
Hospedeiro, 697
Hoya carnosa, 107
Huber, Robert, 96
Húmus, 697
Huperzia, 304
- lucidula, 309
Hydrodictyon, 270
Hymenomycetes, 160, 214, 215
Hyoscyamus niger, 539, 540
Hyoscyamus niger, 547

I

Idria, 622
Ilex aquifolium, 514
Iltis, Hugh, 643
Impatiens, 400, 626
Indeiscente, 697
Indúsios, 317
- definição, 697
Infecção, cordões de, 562
Inflorescência, 697
Ingenhousz, Jan, 91
Inhame, 642
Intemperismo da crosta terrestre, 556
Interação alostérica, 697
Intercalar, 697
Interfase, 34
- definição, 697
Interrupte spicatus pedunculatis, 158
Intron, 697
Invasoras, auxina no controle das, 514
íon(s)
- cálcio, 524
- definição, 664, 697
- imóveis do floema, 585
- inorgânicos, osmose, 554, 556
- móveis do floema, 585
- *Pisum sativum*, concentração de, 584
Ipomoea batatas, 450, 452, 645
Irradiação adaptativa das angiospermas, 378
Isídios, 208
Isoetaceae, 305
Isoetes, 305
- *muricata*, 28
- *storkii*, 313
Isogamia, 270, 697
Isômero, 697
Isomorfo, 167, 697
Isotônico, 697
Isótopos, 663
- definição, 697
- meia-vida de um, 663

J

Jacob, François, 134
Jaffe, M.J., 536
Janzen, Daniel, 142, 594
Jojoba, 655
Juglans
- *cinerea*, caule, 494
- *nigra*, 505, 596
Juniperus communis, 348

K

Kalanchoè daigremontiana, 107, 416, 417
Karyon, 14
Keck David, 145
Kelps, 248, 251, 254, 255
- definição, 697
Kentucky bluegrass, 416
Kentucky, capim azul de, 143, 148
Knop, W., 524
Kranz, anatomia, 102
Krebs, ciclo de, 79, 82
Krebs, Hans, 82
Kyhos, Donald, 150

L

Lactobacillus acidophilus, 164
Lactuca
- *biennis*, 158
- *sativa*, 39, 474, 541
Lacuna foliar, 697
Laguncularia racemosa, 449
Lamarck, Jean Baptiste, 138
Lamela média, 30, 31, 697
Laminaria, 251
- ciclo de vida da, 257
- definição, 697
Lang, 544
Larix decidua, 344
Larva de cirripédia, 602
Lathyrus odoratus, 122
Laurus nobilis, 647
Leccinum subglabripes, 215
Lectina, 565
Leghemoglobina, 565
Legume, 697
Leguminosae, 401
Lei de Hardy-Weinberg, 139
- definição, 697
Lemna gibba, 355
Lenho
- de compressão, 503, 697
- de reação, 503, 697

- de tensão, 503
- definição, 697
- inicial, 501, 697
- tardio, 501, 697
Lens culinaris, 639
Lenticelas, 489
- definição, 697
Lentinus edodes, 216
Leptóides, 287
Leptonycteris curasoae, 396
Leptosporângio, 697
Leucoplastos, 19
- definição, 697
Leveduras, 201
Liana, 697
Ligação(ões)
- covalente, 697
- definição, 697
- peptídica, 697
- químicas, 665
- - covalentes, 665
- - - duplas e tríplices, 666
- - - polares, 667
- - iônicas, 665
Lignina, 30
- definição, 697
Lígula, 697
Lilium henryi, 358, 365
Linaria vulgaris, 359, 400
Linha de Wallace, 379
Linnaeus, Carl, 158
Linum usitatissimum, 194, 640
Lipídios, 47
- definição, 697
Liquens, 206
- biologia dos, 208
- chuva e, 209
- vitalidade máxima, 209
Liriodendron tulipifera, 499, 505
Lisossomo, 697
Lithocarpus densiflora, 360
Lixiviação, 697
Lóculo, 697
Lonicera hispidula, 382
- casca, 495
Lophophora williamsii, 406
Lótus, 382
Lupinus
- *albus*, 585
- *arcticus*, 546
- *arizonicus*, folhas de, 550
- *diffusus*, 359
- spp, 645
Luz, 70
- adaptação a, 93
- competição por, 626
- crescimento da planta e, 509
- natureza da, 92
- reações dependentes de
- - fotossistemas, 96
- - modelo para as, 97
- - pigmentos, 94
- - - fotossintetizantes, 95
- reações independentes de, 99
- - ciclo de Calvin, 100
- - metabolismo ácido das crassuláceas, 107
- - significado adaptativo dos mecanismos fotossintéticos, 107
- - via fotossintética de quatro carbonos, 102
- ultravioleta, 2
Lycaena gorgon, 393
Lycoperdon ericetorym, 217
Lycopersicon
- *cheesmanii*, 656
- *esculentum*, 536
- - e a nogueira, 596
- - perda de água, 575
Lycophyta, 300, 302, 303, 425
- arbóreas, 322
- primitiva, 295
Lycopodiaceae, 304
Lycopodiella, 304
Lycopodium, 304
- *clavatum*, 304, 310
Lyell, Charles, 139
Lygodium, 309
Lymantria dispar, 598
Lysichiton americanum, 387

M

Macieira, ver *Malus sylvestris*
MacMillan, J., 518
Macrocistos, 234
- definição, 697
Macrocystis, 251
Macrofibrila, 697
Macromoléculas, 42
- definição, 698
Macronutrientes, 553
- cálcio, 553, 555
- carbono, 555
- definição, 698
- enxofre, 553, 555
- fósforo, 553, 555
- hidrogênio, 555
- magnésio, 553, 555
- nitrogênio, 553, 555
- oxigênio, 555
- potássio, 553, 555
Madeira, 496
- *Acer saccharum*, 505
- alburno, 501
- *Almus rubra*, 505
- *Betula alleghaniensis*, 505
- características gerais da, 503
- *Carya cordiformis*, 505
- cerne, 501
- com anel poroso, 501
- - definição, 698
- com porosidade difusa, 698
- de coníferas, 496
- de coníferas, 505
- de dicotiledôneas, 497, 505
- de porosidade difusa, 501
- *Diospyros virginiana*, 505
- *Fagus americana*, 505
- *Fraxinus americana*, 505
- hardwood, 496, 506
- *Juglans nigra*, 505
- lenho de reação, 503
- *Liriodendron tulipifera*, 505
- *Ochroma lagopus*, 496
- picea rubens, 505
- Pinus
- - *elliottii*, 505
- - *lambertiana*, 505
- - *monticola*, 505
- - *ponderosa*, 505
- *Platanus occidentalis*, 505
- *Populus deltoides*, 505
- *Prunus serotina*, 505
- *Pseudotsuga menziesii*, 505
- *Quercus rubra* e *alba*, 505
- *Robinia pseudo-acacia*, 505
- *Sequoia sempervirens*, 505
- *softwood*, 496, 506
- *Thuja plicata*, 505
- *Tilia americana*, 505
- *Tsuga canadensis*, 505
- *Ulmus* spp, 505
Magnésio
- concentração em plantas sadias, 555
- forma de absorção, 555
- funções importantes, 555
Magnolia grandiflora, 380, 381
Maíz de coyote, 643
Malloch, D.W., 223
Malpighi, Marcelo, 586
Malthus, Thomas, 139
Malus sylvestris, 433
- câmbio da casca da, 492
Mamangavas, 391
Mammilaria microcarpa, 169
Mamona, desenvolvimento da semente
- ápice do eixo caulinar, 410
- cotilédone, 410
- eixo hipocótilo-radicular, 410
- endosperma, 410
- epicótilo, 410
- hipocótilo, 410
- raízes, 410
- tegumento da semente, 410
Mancha ocelar, 698
Mandioca, 648
Manganês, 553
- concentração em plantas sadias, 555
- forma de absorção, 555
- funções importantes, 555
Mangifera indica, 641
Manihot esculenta, 645
Manitol, 698
Manzanita, 416
Maple, sugar, 505
Maquis, 632
Mar, 4
Marattiales tropicais, 313
Marcadores radioativos, 588
Marchantia, 169, 280, 283
Marés vermelhas, 243
Mariposa *Tegeticula yucasella*, 394
Massa
- equivalente inglês, 674
- quantidade, 674
- símbolo, 674
- unidade fundamental, 674
- valor numérico, 674
Maternity plant, 416
Matriz citoplasmática, 698
Matteuccia struthiopteris, 324
Maxwell, James Clerk, 92
McClintock, Barbara, 110
Medicago sativa, 438
- caule de, 457
- - córtex, 460
- - epiderme, 460
- - feixes vasculares, 460
- - medula, 460
- - região interfascicular, 460
- cobalto e, 554
- e a nogueira, 596
- fixação do nitrogênio, 561
Mediinae, 150
Medula, 457
- definição, 698
Medullosa, 332
Medullosales, 377
Megáfilo, 698
Megagametófito, 698
Megagametogênese, 363
Megapascal (MPa), 57
Megasporângios, 299
- definição, 698
Megásporo, 698
Megasporócito, 698
Megasporofilo, 305, 698
Megasporogênese, 363
Meiose, 112
- anáfase I, 115, 116, 117
- anáfase II, 115, 116, 117
- conseqüências da, 115
- definição, 698
- e mitose, comparação, 118
- metáfase I, 115, 116, 117
- metáfase II, 115, 116, 117
- prófase I, 114, 116, 117
- prófase II, 115, 117
- telófase I, 115, 117
- telófase II, 115, 116, 117
Melampsora lini, 194
Melilotus alba, 188
Membrana(s)
- celulares, estruturas das, 61
- com permeabilidade diferencial, 698
- de pontoação, 698
- plasmática, 16
- - definição, 698
- semipermeável, 698
- vacuolar, 698
Mendel
- experiências com ervilhas, 119
- Gregor, 111, 112, 140
- mendeliana, genética, 116
Mensageiros secundários, 524
Mentha spp, 647
Meristema(s), 5
- apicais, 5, 420
- - câmbio da casca, 5
- - câmbio vascular, 5
- - crescimento primário, 5
- - crescimento secundário, 5
- - definição, 698
- da medula, 455
- de espessamento primário, 456
- - definição, 698

- definição, 698
- em placa, 471
- fundamental, 698
- intercalar, 456
- laterais, 420, 484
- - definição, 698
- marginal, 698
- periférico, 455
- primário, 698
Mersilea, 317
Mertensia virginica, 359
Mescalina, 406
Mesembryanthemum crystallinum, 481
Mesocarpo, 698
Mesofilo, 466
- definição, 698
Mesófita, 698
Metabolismo, 72
- ácido das crassuláceas, 107
- - definição, 698
- definição, 698
Metáfase I e II, 35 (ver Meiose)
- definição, 698
Metano, 2
Metasequoia glyptostroboides, 345, 349
Metasequoia, 345
Metaxilema, 449
- definição, 698
Methanosarcina, 177
Micélio, 194
- definição, 698
Michel, Hartmut, 96
Micologia, 9
- definição, 698
Micologista, 194
Micólogos, 226
Micoplasmas, 180
Micorrizas, 560, 594
- definição, 698
Microcorpo, 698
Microcorpúsculos, 22
- glioxissomos, 22
- peroxissomos, 22
Microfibrila, 698
Microfilamento, 698
Microfilos, 298
- definição, 698
Microgametófito, 698
Microgametogênese, 361
Micrômetros, 22
- definição, 698
Micronutrientes, 553
- boro, 553, 555
- cloro, 553, 555
- cobre, 553, 555
- definição, 698
- ferro, 553, 555
- manganês, 553, 555
- molibdênio, 553, 555
- zinco, 553, 555
Micrópila, 698
Micropropagação, 525
Microrganismos fixadores de nitrogênio de vida livre, 566
Microscopia
- medidas usadas em, 19
- por imunofluorescência, 37
Microscópio eletrônico
- de transmissão, 22
- de varredura, 22
Microsporângio, 698
Microsporofilos, 305, 698
Microsporogênese, 361
Microsporos, 299
- definição, 698
Microtúbulos
- definição, 698
- do cinetócoro, 35
- polares, 35
Microtúbulos, 26
Milho
- desenvolvimento da semente
- - coleóptilo, 418
- - coleorriza, 418
- - endosperma, 418
- - escutelo, 418
- - folha, 418
- - pericarpo, 418
- - plúmula, 418
- - radícula, 418
- - raízes, 418
- híbrido, 652
- origem do, 643
Miller, Carlos D., 515
Miller, Stanley, 2
Mimecria, 698
Mimetismo, 405
Mimosa pudica, 547
- púlvino de, 548
Mineral, 509, 556, 699
Mitchell, Peter, 86
Mitocôndria, 20, 163
- definição, 699
- diagrama tridimensional, 87
- origem evolutiva das, 21
Mitose, 34
- definição, 699
- e meiose, comparação, 118
- em dinoflagelados, 244
Mixamebas, 233
Mixobactéria, 175
Mixomicetos, 163, 226, 230
- ciclo de vida, 236
Mol, 668
- definição, 699
Molde, 699
Molécula(s), 665
- de fitocromo, 542
- de ozônio, 3
- definição, 699
- hidrofílicas, 669
- hidrofóbicas, 669
- orgânicas, 42
- - ácidos nucléicos, 55
- - carboidratos, 43
- - lipídios, 47
- - proteínas, 49
- polar, 699
Molibdênio, 553
- concentração em plantas sadias, 555
- forma de absorção, 555
- funções importantes, 555
Monocariótico, 201, 699
Monocotiledôneas, 356, 409, 457
- definição, 699
Monocotyledonae, 160
Monod, Jacques, 134
Monóico, 699
Monômeros, 43
Monossacarídeos, 43
- definição, 699
Monstera, 79
Morchella sp, 204
Morfogênese, 421
- definição, 699
Morfologia
- definição, 699
- vegetal, 7
Morus alba, 464
Mother of thousands, 416
Mountain lilacs, 181
Movimento(s)
- estomáticos, 576
- násticos, 547
MRNA, 137
Mucilagem, 438
- definição, 699
Mucor, 203
Mudanças em populações naturais, 142
Muscovy duck, 646
Musgo(s)
- associados, 283
- *Dawsonia superba*, 289
- de granito, 289
- de rena, 283
- de turfeira, 289, 292
- espanhol, 286
- fissidens, 276
- irlandês, 283
- *Sphagnum*, 289
- verdadeiro, 286
- - ciclo de vida, 290
Mushroom, 216
Mutação(ões), 123
- conceito, origem do, 123
- de ponto, 123, 699
- definição, 699
- deleções, 123
- efeitos de transposição, 123
- efeitos evolucionários das, 124
- inversões, 124
- mudanças no número cromossômico, 124
- segundo a lei de Hardy-Weinberg, 140
- translocações, 124
Mutagênico, 699
Mutantes anões, giberelinas e os, 518
Mutualismo, 594
- definição, 699
Mycena, 167
Mycoplasma, 180
Myrica, 181
Myristica fragrans, 646
Myxomycota, 227, 230, 237

N

Nanômetros, 22
Nanoplâncton, 227
- definição, 699
Nastismo, 699
Néctar, 385
Nectário, 699
Neljubov, Dimitry, 516
Nelumbo
- *lutea*, 382
- *nucifera*, 546
Nepeta
- *cataria*, 158
- *floribus*, 158
Neptunia pubescens, flor de, 480
Nerium oleander, folha de, 468
Nervação
- em rede, 466
- paralela, 466
Nervuras, 466
- de maior calibre, 466
- de menor calibre, 466
- definição, 699
Neurospora, 198
Nêutron, 699
Newton, Isaac, 92
Nicho, 699
Nicorrizas, 221
Nicotiana
- *glauca*, 527
- *silvestris*, floração, 544
- *tabacum*
- - caule de, 463
- - crescimento, 515
- - cultivo no México, 643
- - estioplastos de uma folha de, 20
- - floração, 544
- - folhas da, 474
- - genes para a produção da enzima luciferase, 532
- - organelas em uma folha de, 21
- - polinização, 391
Niel, Van, 91
Nitella, 29
Nitrificação, 183, 568, 699
Nitrobacter, 183, 568
Nitrococcus, 183
Nitrogenase, 561
Nitrogênio, 2
- assimilação de, 568
- atmosférico, processo industrial para fixação química do, 562
- bactérias fixadoras de, 181
- concentração em plantas sadias, 555
- e o ciclo do, 560
- eletronegatividade, 665
- estrutura atômica, 662
- fixação do, 561, 571
- forma de absorção, 555
- funções importantes, 555
- perda de, 569
Nitrosomonas, 183, 568, 570
Nodulinas, 566
Nódulos, 562
- definição, 699
Nogueira, ver *Juglans cinerea;* Madeira
Nostoc commune, 179, 180
Nothofagus, 222
Noz, 699
Nucelo, 699
Núcleo das células, 16

- diplóide, 16
- haplóide, 16
Nucleóide, 173
Nucléolos, 16
- definição, 699
Nucleoplasma, 16
- definição, 699
Nucleosídeo, 73
Nucleotídeo, 699
Número atômico, 662
Número de Avogadro, 668
Nutrição vegetal, 552
- funções dos nutrientes inorgânicos nas plantas, 554
- necessidades gerais de nutrientes, 552
- pesquisa em, 570
Nutriente(s)
- ciclagem de, 599
- ciclos de, 560
- inorgânicos essenciais, 552
- - absorção de, 583
- - concentração nas plantas, 553
- transporte de, 584
Nyctiphanes, 602
Nymphaea odorata, 356
- folha de, 468
Nymphaea odorata, 424

O

Oceanos primitivos, 2
Ochroma lagopus, 496
Ocimum basilicum, 647
Oedemeridae, 388
Oedogonium, 273
Oenothera
- *biennis*, 158
- *glazioviana*, 123
Oikopleura, 602
Olea europaea, 639
Óleos, 47
Oligossacarinas, 30
Olmo, 505
Olmo-americano, ver *Ulmus americana*
Onagraceae, 373
Oncidium sphacelatum, 449
Ontogenia, 699
Oogamia, 270, 699
Oogônio, 699
Oomycota, 227, 228, 230
Oosfera, 699
Oósporo, 699
Opérculo, 289
- definição, 699
Operon, 134
- definição, 699
Ophioglossales, 313
Ophioglossum, 16, 313
- *reticulatum*, 313
Ophiostoma ulmi, 198
Opuntia, 403, 597
- *inermis*, 598
Orbital do elétron, 664
Orchidaceae, 222, 383
Organela, 700
Organismo(s)
- autotróficos, 3
- classificação, 163, 676-682
- - reino
- - - Archaebacteria, 676
- - - Eubacteria, 676
- - - Fungi, 677
- - - Plantae, 680
- - - Protista, 678
- eucariontes, 3
- fotossintetizantes e fungos, 209
- heterotrófico, 2
- interações entre, 594
- - competição, 595
- - mutualismo, 594
- - plantas-herbívoros e plantas-patógenos, 597
- maiores grupos de, 159
- origem dos principais grupos, 154
- pseudoplasmodiais, 226, 230
Organização protéica, níveis de, 50
Origanum vulgare, 647
Orquídea
- do gênero *cattleya*, 385
Orvalho, 581
Oryza sativa, 355
- doença do, 518
- simbiose fixadora de nitrogênio e, 565
Oscillatoria, 179
Osmose, 58
- definição, 700
- e os seres vivos, 59
- íons inorgânicos, 554, 556
Ovário, 700
Overbeek, Johannes van, 515
Óvulo, 700
Oxalis, 538
Oxaloacetato, 102
Oxidação-redução, reações de, 71
óxido de ferro, 557
Oxigênio, 2
- eletronegatividade, 665
- estrutura atômica, 662
- forma de absorção, 555
- funções importantes, 555
Oxydendrum, folha de, 630
Oxyria digyna, 146
Ozônio, 474

P

Pac-Man, modelo, 36
Paleobotânica, 7
- definição, 700
Palhinhaea, 304
PAN, 474
Pandorina, 271
Panícula, 700
Panicum spp, 642
Papaver somniferum, 405
Papaveraceae, 399, 400
Papoula, 400
Pappus, 383, 402
Paráfise, 700
Paramilo, 700
Parasitas auto-écios, 220
Parasitaxus ustus, 356
Parassexualidade, 203
Parede celular, 30
- camadas da, 30
- - lamela média, 31
- - primária, 31
- - secundária, 32
- componentes da, 30
- crescimento da, 33
Parênquima, 421
- interfascicular, 457
Parentossomos, 210
Parka decipiens, 250, 264
Partenocarpia, 700
Parthenium argentatum, 655
Parthenocissus tricuspidata, 478
Patch-clamp, técnica de, 62
Patologia, 700
Peat mosses, 169
Pecíolo, 700
Pectínas, 45
- definição, 700
Pedicelo, 356
- definição, 700
Pedúnculo, 356
- definição, 700
Pelargonidina, 399
Pêlos radiculares, 441
Penicillium, 202
- *camembertii*, 203
- *chrysogenum*, 596
- *roquefortii*, 203
Pennisetum spp, 642
Penstemon
- *centranthifolius*, 152
- *grinnellii*, 152
- *spectabilis*, 152
Peperomia, 431, 483
Peptídeo, 700
Peptideoglicano, 173
Peptidila, 130
Pereira, ver *Pyrus communis*
Perene, 700
Perianto, 283, 357, 380
- definição, 700
Pericarpo, 700
Periciclo, 444
- definição, 700
Periclinal, 700
Periderme, 433, 488
- definição, 700
Perífises, 220
Perigenia, 700
Perisperma, 700
Peristômio, 289
- definição, 700
Peritécio, 700
Permeável, 700
Peroxissomos, 22
- definição, 700
Persea americana, 517
- cultivo no México, 643
Persimmon, 505
Peso
- atômico, 663, 667
- molecular, 667
Pesquisa vegetal, auto-radiografia na, 588
Pesticidas, ecossistemas e os, 599
Pétala(s), 357
- de Forsythia, cromoplastos de uma, 19
- definição, 700
Petroselinum crispum, 647
Phaeophyta, 230
Phalaris canariensis, 511
Phallus impudicus, 217
Phaseolus
- *lunatus*, 643
- *vulgaris*, 410, 416, 512, 513, 518, 519, 536, 538, 643
- - e a deficiência de potássio, 572
Philodendron scandens, 79, 355, 386
Phlegmariurus, 304
Phoenix dactylifera, 639
Photinus pyralis, 530
Physarum, 165
Phytophthora infestans, 233, 653
Picea
- *engelmannii*, 607
- *rubens*, 505
Pigmento(s), 94
- antena, 96
- fotossintetizantes, 95
Píleo, 701
Pilobolus, 197
Pina, 701
Pinaceae, 222, 344
Pinheiros, 337
- ciclo de vida de um, 346
- de monterey, 338, 340
- evolução, 375
- reprodução dos, 339
Pinocitose, 64
Pinus
- caules, 495
- contorta, 342
- - fogo e o, 607
- *edulis*, 341
- *elliottii*, 505, 621
- embriões de, 412
- *estrobus*, 341
- *lambertiana*, 169, 341, 505, 629
- - sucessão e, 605
- *longaeva*, 338, 499, 502
- *monticola*, 505
- *ponderosa*, 341, 505
- *resinosa*, 341
- *sabiana*, 341
- sp, caule de, 503
- *strobus*, 496, 497, 498
- *taeda*, número de pêlos absorventes, 581
Piper nigrum, 646
Piperaceae, 377
Pirenóides, 262
- definição, 701
Piretro, 598
Pirimidinas, 55
Pirozynski, A.K., 223
Piruvato, 82
- convertido anaerobicamente a etanol, 89
- oxidação do, 82
Pistilo, 701
Pisum sativum, 118, 401, 410, 417, 478, 640
- concentração de íons, 584
- cultivo no Mediterrâneo, 639
- estimulação tátil, 536
- fixação do nitrogênio, 561

- folha, 465
Placa(s)
- crivada, 428
- de perfuração, 425
- equatorial, 38
Placobranchus ocellatus, 266
Plâncton, 178, 227
- definição, 701
Planta(s)
- anuais, 484
- aquáticas, dimorfismo foliar, 473
- bactérias patogênicas de, 183
- bianuais, 484
- biotecnologia de, 524
- C3, 102
- C4, 102
- CAM, 107
- chuva ácida, 476
- classificação das, 7
- com sementes, 5
- - regulação do crescimento e do desenvolvimento, 509-533
- comestíveis, 639
- corpo da, desenvolvimento, 409-419
- - embrião, 409, 412
- - semente, 409
- - - condições essenciais para a germinação, 415
- de deserto
- - agaves, 622
- - Artemisia tridentata, 622
- - cactos barrel, 622
- - cactos saguaro, 622
- - Fouquieria columnaris, 622
- - palmeiras de Washington, 622
- - Yucca brevifolia, 622
- de dias curtos, 539, 540
- de dias longos, 539, 540
- de dias neutros, 539
- de feijão, 6
- do carbonífero, 322
- - calamites, 322
- - com semente, 323
- - Lycophyta arbóreas, 322
- - samambaias, 323
- domesticadas no México, 644
- e os povos, 638-659
- - agricultura
- - - engenharia genética, 658
- - - melhoria da qualidade, 651
- - - no Novo Mundo, 642
- - - no Velho Mundo, 639
- - - novas culturas, 654
- - - primórdios da, 639
- - - situação presente, 651
- - crescimento da população humana, 649
- - especiarias e ervas aromáticas, 646
- evolução das, 1
- fármacos obtidos de, 656
- fotoperiódicas, 539
- herbívoros e plantas-patógenos, interações, 597
- invasão da terra pelas, 5
- livres de patógenos, cultura de meristemas para produção de, 525
- movimento da água e nutrientes inorgânicos através da, 574
- nas florestas pluviais, 613
- nutrientes inorgânicos, 552
- - concentração dos, 553
- - essenciais, 552
- - funções dos, 554
- - - catalisadores, 554
- - - componentes estruturais e moleculares, 555
- - - efeitos na permeabilidade celular, 556
- - - osmose, 556
- - - transporte de elétrons, 555
- perenes, 485
- placentação, 357
- poluição do ar, 476
- reprodução, 5
- substâncias produzidas pelas, 374
- suculentas, 479
- terrestres, 612
- transgênicas, 530
- transição para a terra, 5
- transpiração, 574
- vasculares sem sementes, 294-330
- - divisão, 299
- - -Lycophyta, 303
- - - Psilotophyta, 302
- - - Pterophyta, 308
- - - Rhyniophyta, 300
- - - Sphenophyta, 305
- - - Trimerophyta, 302
- - - Zosterophyllophyta, 302
- - evolução, 294
- - organização do corpo das, 296
- - - crescimento primário e secundário, 296
- - - elementos traqueais, 297
- - - estelos, 297
- - - origem das raízes e folhas, 298
- - primitivas, 301
- - sistemas reprodutivos, 298
- - - gametas, 299
- - - gametófitos, 299
- - - heterosporia, 299
- - - homosporia, 299
Plantae, 160, 163
Plântulas
- crescidas no escuro, 544
- de *Abies*, 596
- de amieiro, 182
- de *Picea*, 596
- definição, 701
- estiolada, 543
Plasmídeo Ti, 530
- definição, 701
Plasmodesmas, 33
- definição, 701
Plasmódio, 701
Plasmodiocarpo de *Hemitrichia serpula*, 237
Plasmogamia, 201
- definição, 701
Plasmólise, 60
- definição, 701
- em célula epidérmica de folha, 59
Plasmopara viticola, 230, 246
Plastídeos, 17
- definição, 701
- desenvolvimento de um, 20
Platanus, 147
- *occidentalis*, 147, 505
- - casca, 495
- *orientalis*, 147
- X hibrida, 147
Plectranthus, 432
Pleiotropia, 701
Pleurotus ostreatus, 205
Plotkin, Mark, 657
Plúmula, 409
- definição, 701
Pluricelularidade, origem da, 163
Pneumatóforos, 452, 701
Poa
- *annua*, folhas, 471
- *pratensis*, 107, 143, 148, 416
Poaceae, 160, 355
Podon, 602
Poliembrionia, 701
Polietileno glicol, 525
Poliflético, 209
Polimerização, 701
Polímeros, 43
- definição, 701
Polinização, 364, 701
- na família dos antúrios, 386
- pela água, 396
- pelo vento, 394, 396
- por abelhas, 389
- por aves, 392
- por besouros, 388
- por borboletas, 391
- por mariposas, 391
- por morcegos, 392
- por moscas, 389
- por mosquitos e moscas, 393
- por vespas, 389
Polinucleotídeo, 701
Polipeptídeos, 50
- inserindo e selecionando, 131
Poliplóide, 701
Poliploidia, 148
Polissacarídeos, 43
- definição, 701
Polissomos, 24
- definição, 701
Pólos de protoxilema, 449
Poluição do ar, 476, 572
Polygonatum, 626
- gametófito masculino maduro de, 366
- *pubescens*, 592
Polypodium, ciclo de vida de, 328
Polysiphonia, 253, 254
Pomo, 701
Ponte
- de hidrogênio, 668
- de pirofosfato, 73
Pontoação, 32
- cavidade da, 33
- definição, 701
População(ões)
- crescimento da, 649
- definição, 701
- divergências entre as, 144
- - diferenciação fisiológica, 146
- - grupos de espécies, 147
- - isolamento reprodutivo, 146
- - variação ecotípica e clinal, 144
- evolução, divergência entre as, 144
- genes, comportamento em, 139
- naturais, mudanças em, 142
- resposta à seleção, 142
- segundo Hardy-Weinberg, teoria, 140
Populus
- *deltoides*, 505
- - folha de, 469
- *tremuloides*, 605
Poros estomáticos, 5
Porphyra, 251, 252
Potássio
- concentração em plantas sadias, 555
- estrutura atômica, 662
- forma de absorção, 555
- funções importantes, 555
Potencial
- hídrico, 56
- osmótico, 59
Povo Neandertal, 638
Pressão
- da parede, 60
- de turgor, 60
- osmótica, 59
Primórdio foliar, 454, 471
Princípio
- da exclusão competitiva, 595
- da segregação, 120
Pró-embrião, 412
Probóscides, 393
Procariontes, 3, 159, 163, 172
- e eucariontes, comparação, 14
- ribossomos em, 132
Prochloron, 181, 249
Prófase, 35, 114-117
- definição, 702
- interfásica, 34
Progimnospermas, 334
- *archaeopteris*, 336
Promotor, 702
Propagação clonal, 525
Proplastídio, 19, 702
Protalo, 317, 702
Protease, 702
Proteína(s), 49
- de ferro-enxofre, 83
- P, 429
- quinases, 524
Protista, 163, 226-274, 678
Protoderme, 412
- definição, 702
Protolepidodendron, 295
Protonema, 286
- definição, 702
Prótons, 662
- aceptor de, 669
- definição, 702
- doadores de, 669
Protoplasma, 15
- definição, 702
Protoplasto, 15
- definição, 702
- regeneração a partir de, 525
Protostelo, 297
- definição, 702
Protoxilema, 702
Protozoólogos, 227

Protuberância foliar, 471
Prunella vulgaris, 143
Prunus, 361
- serotina, 505
Psaronius, 313
Psaronius, 332
Pseudolycopodiella, 304
Pseudomonas
- *marginalis*, 175
- *solanacearum*, 174, 184
- *syringa*, 532
Pseudomyrmex, 594
- *ferruginea*, 595
Pseudoplasmódio, 233
- definição, 702
Pseudotrebouxia, 206
Pseudotsuga menziesii, 375, 505, 609, 629
Psilocybe mexicana, 217
Psilophyton, 295
Psilotophyta, 300, 302
Psilotum, 299, 302
- ciclo de vida de, 306
Psophocarpus tetragonolobus, 655
Pterophyta, 300
Puccinia graminis, 218, 220
Puffballs, 210, 214, 220
Púlvino, 547
- de *Mimosa pudica*, 548
- definição, 702
Punica granatum, 639
Punnett, Reginald Crundall, 121
Purinas, 55
Pyrrhophyta, 230
Pyrus communis, 424
- câmbio da casca, 492
- caules, 495

Q

Quantassomo, 702
Quantum, 702
Quartzo, 556
Queimada de Yellowstone, 606
Quercus, 148, 158, 360, 425
- *alba*
- - caule, 494
- - vasos, 502
- *coccinea*, 146
- *rubra*, 426, 499, 500
- - caule de, 491
- - folhas, 464
- spp, 598
- *suber*, 495
- *velutina*, 146
- - casca, 495
Quiasma, 702
Química, fundamentos de, 662-673
- ácidos, 669
- água, 668
- - como solvente, 668
- átomos, 662
- bases, 669
- força de ácidos e bases, 670
- ligações, 665
- moléculas, 665
- ponte de hidrogênio, 668
- reações químicas, 670
Quimioautotróficos, 702
Quinino, 406
Quinona, moléculas de, 84
Quinquefolia, 478
Quitina, 47, 194
- definição, 702
Quitrídias, 163, 226

R

Rabanete, plântula de, 443
Radiação adaptativa em compostos havaianos, 150
Radioisótopo, 702
Rafflesia, 356
Ráfides, 702
Raios medulares, 457
Raíz(es), 5, 436-453
- absorção da água, 580
- adaptações para a reserva de alimentos, 452
- aéreas, 452
- cilindro vascular, 444
- córtex, 441
- crescimento, regiões de, 438
- - de alongamento, 440
- - de divisão celular, 440
- - de maturação, 440
- da amora, 416
- da framboesa, 416
- da maçã, 416
- da siriúba, 449
- das cerejas, 416
- de acácia, 438
- de aeração, 452
- de *Agrotis tenuis*, 444
- de *Allium cepa*, 439
- de batata doce, 450
- de beterraba, 451
- de *Curcubita pepo*, 446
- de *Ranunculus* sp, 444
- de soja maduro, nódulo, 564
- de *Tamarix*, 438
- de um *Convolvulus arvensis*, 445
- de um ranúnculo, 442
- de uma dicotiledônea, 438
- de uma orquídea epífita, 449
- de uma plântula de rabanete, 582
- de *Zea mays*, 439
- definição, 702
- do salgueiro, 447
- ectomicorrizada de *Pinus*, 223
- efeito do crescimento secundário no corpo primário, 449
- epiderme, 441
- escoras, 452
- estrutura primária, 441
- laterais, 436
- - origem, 451
- origem das, 298
- origem e crescimento dos tecidos primários, 438
- pivotante, 436
- pressão positiva da, 581
- primária, 436
- primórdio de, 452
- silicificada de uma gimnosperma do Triássico, 223
- sistema radicular, 436
- - fasciculado, 437
- - pivotante, 436
Ranunculus, 442, 457, 484
- feixe vascular de, 461
Raphanus sativus, 148
- raiz de, 582
Raphanus sativus, 420
Rastreamento solar, 549
Reação(ões)
- de fotoconversão, 541
- dependentes de luz, 94
- independentes de luz, 99
- químicas, 670
- - endergônicas, 672
- - equilíbrio, 671
- - exorgônicas, 672
- - fator energia, 672
- - tipos de, 671
Receptáculo, 703
Receptores hormonais e as vias de respostas, 523
Reciclagem em um ecossistema de floresta, 599
Rede de Hartig, 222
Redwoods, 634
Região de transição, 476
Regulação hormonal da expansão celular, 521
Reindeer mosses, 207
Reino
Reino dos organismos, 676
- Animalia, 166
- Archaebacteria, 163, 676
- definição, 703
- Eubacteria, 163, 676
- Fungi, 166, 677
- - divisão
- - - Ascomycota, 677
- - - Basidiomycota, 678
- - - Zygomycota, 677
- Plantae, 166, 680
- - divisão
- - - Anthocerophyta, 681
- - - Anthophyta, 681
- - - Bryophyta, 681
- - - Coniferophyta, 681
- - - Cycadophyta, 681
- - - Ginkgophyta, 681
- - - Gnetophyta, 681
- - - Hepatophyta, 680
- - - Lycophyta, 681
- - - Psilotophyta, 681
- - - Pterophyta, 681
- - - Sphenophyta, 681
- Protista, 163, 678
- - divisão
- - - Acrasiomycota, 678
- - - Chlorophyta, 680
- - - Chrysophyta, 679
- - - Chytridiomycota, 678
- - - Euglenophyta, 679
- - - Myxomycota, 679
- - - Oomycota, 678
- - - Phaeophyta, 679
- - - Pyrrhophyta, 679
- - - Rhodophyta, 679
Relógio biológico, 537
- definição, 703
Replicar, 703
Reprodução
- assexual em híbridos, 148
- das plantas vasculares, 298
- - gametas, 299
- - gametófitos, 299
- - heterosporia, 299
- - homosporia, 299
- nos fungos, 195
- sexuada, 166
- sexual
- - e a evolução, 143
- - em eucariontes, 111
- vegetativa, 416
Respiração, 78-89
- definição, 703
- glicólise, 79
- resumo da, 86
- via aeróbica, 82
- vias anaeróbicas, 88
Retículo endoplasmático, 24
- liso, 24
- rugoso, 24
Retrocruzamento, 703
Retroinibição, 703
Revolução agrícola, 639
Rheum
- *rhabarbarum*, 423
- *rhaponticum*, 479
Rhizanthella, 385
Rhizobium, 181, 182, 401, 561
Rhizophora mangle, 452
Rhizopus sp, 193
- *stolonifer*, 196, 197
Rhodophyta, 230
Rhynia, 295, 302
Rhyniophyta, 299, 300
Ribose, 703
Ribossomos, 24
- definição, 703
Ribulose 1,5-bisfosfato (RuBP), 100
- carboxilase, 101
Ricinus communis, 410, 416, 426
Ritmos circadianos, 536
- ajuste do relógio, 537
- endógenos, 537
Rizóbio, 703
Rizóide, 277
- definição, 703
Rizomas, 3, 479
Rizosfera, 441
RNA (ácido ribonucléico), 55
- célula eucariótica e, 17
- definição, 685, 703
- mensageiro (mRNA), 129
- - e o código genético, 129
- - ribossomos lendo o mesmo filamento de, 133
- - translocação em proteína, 130
- ribossômico, 129, 130
- transcrição de, representação esquemática, 129
- transportador (tRNA), 129
- - anticódon, 130
- - estrutura bidimensional de uma molécula de, 132
- unidades que formam o, 54
- vírus e, 184
Robichaux, Robert, 150
Robinia

- alburno, 501
- cerne, 501
- *pseudo-acacia,* 465, 505
- - casca de, 492
- - caule, 494
- - número de pêlos absorventes, 581
Rochas
- ígneas, 556
- metamórfica, 556
- sedimentares, 556
Rosaceae, 148
Rotação de *Zea mays,* 562
RRNA, 231
Rubisco, 101
RuBP carboxilase/oxigenase, 105
Rubus, 148
- folha de, 475
Rutaceae, 142

S

S-adenosil metionina, 517
Sabugueiro-do-canadá, ver *Sambucus canadensis*
Sacarose, 102
- definição, 703
Saccharomyces cerevisiae, 202, 205
Saccharum officinarum, 106, 648
- folha da, 470
Sagitta, 602
Salicaceae, 222
Salix, 386, 447
Salsola, 400, 402
Salvia leucophylla, 597
Salvinia, 327
Samambaias, 308
- anatomia dos rizomas de, 324
- aquáticas, 317
- arbórea, 320
- *Asplenium septentrionale*, 320
- *báculos de ostrich fern*, 324
- *Botrychium*, 309, 313
- *Cyathea*, 309
- *Cyrtomium falcatum*, 326
- *Dennstaedtia punctilobula*, 325
- *Eaphoglossum*, 320
- eusporangiadas, 309, 313
- evolução, 375
- Filicales, 313
- *grape fern*, 313
- leptosporangiadas, 309
- *Lindsaea,* 320
- *Lygodium*, 309
- Marattiales tropicais, 313
- Ophioglossales, 313
- *Ophioglossum reticulatum*, 313
- *Palgiogyria*, 320
- *Psaronius*, 313
Sâmaras, 401
Sambucus canadensis, 457
- caule do, 487
- - colênquima, 459
- - elementos crivados, 459
- - epiderme, 459
- - floema primário, 459
- - medula, 459
- - metaxilema, 459
- - parênquima, 459
- - protoxilema, 459
- - raio medular, 459
- - xilema primário, 459
- lenticela do, 490
- periderme do, 490
Sanguinaria canadensis, 403, 626
Sansevieiria zeylanica, 107
Sapróbios, 194, 703
Saprófitas, 174
Saprolegnia, ciclo de vida de, 232
Sargassum, 254
Sarracenia purpurea, 479
Sauromatum guttatum, 79
Savanas, 614
- de *Juniperus*, 624
- definição, 703
Saxifraga lingulata, folha de, 583
Scleroderma aurantium, 167
Sebdenia polydactyla, 165
Secale cereale, 106, 153, 204, 438, 547
- número de pêlos absorventes, 581
Segregação
- independente, 120
- - princípio da, 121
- princípio da, 120
Seismonásticos, 547
Selaginella, 305
- ciclo de vida de, 314
- embriões de, 412
- evolução, 425
- *kraussiana*, 17
- *lepidophylla*, 312
Selaginellaceae, 305
Seleção
- artificial, 139
- natural, 139
- respostas à, 142
- - fatores fenotípicos, 142
- - fatores genéticos, 142
- - mudanças em populações naturais, 142
- - reprodução sexual e a evolução, 143
Semente(s)
- das angiospermas, 367
- definição, 703
- desenvolvimento da, 367, 409
- - ácido abscísico e o, 518
- - condições essenciais para a germinação, 415
- dispersão de, 400
- - pela água, 402
- - pelo vento, 400
- - por animais, 402
- dormência em, 545
- giberelinas e as, 518
- plantas com, 5
- plantas vasculares sem, 299
- primeiro cultivo deliberado, 639
Semidesertos, 614
Senescência foliar, citocinas e a, 516
Sépalas, 357
Sequoia sempervirens, 505, 579, 629, 634
Sequoiadendron giganteum, 629
Seres humanos, aparecimento dos, 7
Seres vivos, classificação dos, *157-170*
- Agaricaceae, 160
- Agaricales, 160
- Agaricus, 160
- Anthophyta, 160
- Basidiomycota, 160
- Commelinales, 160
- Eucariontes, 162
- Fungi, 160
- Hymenomycetes, 160
- Plantae, 160
- Poaceae, 160
- Procariontes, 159
- sistema binominal, 158
- vírus, 161
- *Zea*, 160
Séssil, 704
Sexo das flores, determinação pelo etileno, 517
Sifonostelo, 297
- definição, 704
Sigillaria, 332
Síliqua, 704
Silvianthemum suecicum, 378
Simbiose, 21
- definição, 704
- e a origem do cloroplasto, 227
- entre uma espécie de *Rhizobium* ou *Bradyrhizobium* e uma leguminosa, 565
Simmondsia chinensis, 654
Simplasto, 65
- definição, 704
Sincronização, 538
- definição, 704
Sinfonáceo, 704
Sinigrina, 404
Sistema
- binominal, 158
- caulinar, 454-483
- - abscisão foliar, 473
- - de Croton, 454
- - estrutura da folha, 462
- - estrutura primária do caule, 457
- - flor, desenvolvimento da, 474
- - folhas
- - - de gramíneas, 470
- - - desenvolvimento das, 470
- - modificações do caule e da folha, 478
- - morfologia da folha, 460
- - relação entre os tecidos vasculares do caule e da folha, 460
- - tecidos primários do caule, origem e crescimento, 455
- - transição entre os sistemas vasculares da raiz e do eixo caulinar, 476
- radicular, 436
- - fasciculado, 437
- - pivotante, 436
- vascular, 5
- - da raiz e eixo caulinar, 476
Skoog, Folke, 515
Sódio, 553
- concentração em plantas sadias, 555
- eletronegatividade, 665
- estrutura atômica, 662
- forma de absorção, 555
- funções importantes, 555
Soja, ciclo de vida da, 368
Solanum
- *aviculare*, 657
- *tuberosum*, 483
- - armazenagem, 479
- - folha de, 469
- - no Equador, 644
- - perda de água, 575
Solidago virgaurea, 146, 627
Solo, 556-573
- acidez do, 560
- alcalinidade do, 560
- arenosos, 557
- ciclo do fósforo, 569
- ciclos de nutrientes, 560
- composição do, 557
- compostagem, 572
- de textura média, 557
- deficiências e toxidez no, 571
- e agricultura, 570
- e água, 557
- efeitos da poluição, 571
- eficiência na fixação de nitrogênio, 571
- horizontes, 557
- húmus, 557
- impacto do homem nos ciclos de nutrientes, 570
- intemperismo da crosta terrestre, 556
- materiais orgânicos, 556
- nitrogênio do, 560
- - amonificação, 566
- - assimilação, 568
- - fixação do, 561
- - nitrificação, 568
- - perda de, 569
- ocupados por florestas temperadas decíduas, 626
- pesquisa em nutrição vegetal, 570
- ponto de murcha permanente do, 559
- siltosos, 557
- troca de cátions, 560
- *Vicia faba* e, 561
- *Zea mays* e, 562
Solução, 668
Soluto, 58, 668
- transporte através das membranas, 61
Solvente, 668
Sorédios, 208
Sorghum
- spp, 642
- *vulgare*, 106
Spartina
- *alterniflora,* 152, 153
- *anglica*, 153
- *maritima*, 152, 153
- *X towsendii,* 153
Species Plantarum, 158
Sphacelia typhina, 204
Sphagnum, 169
Sphenophyta, 300, 305
Spinacia oleracea, 21, 541
Spiratella, 602
Spirogyra, 261
Spiroplasma citri, 180
Stanley, Wendell, 186
Stapelia schinzii, 389
Staphylinidae, 387
Staphylococcus, 205
Stenocereus thurberi, 396
Stigeoclonium, 272
Stilton, 203
Stinkhorns, 210, 216

Stoneworts, 250, 264
Straw, Richard, 152
Strelitzia reginae, 395
Streptococcus lactis, 174
Súber, 488, 492
- da casca, 433
Suberina, 30, 47
- definição, 704
Substância
- ergásticas, 27
- fundamental, 16
- intercelular, 31
- liquênicas, 210
- radioativas, 2
Sucessão, 603
Suco celular, 22
- definição, 704
Suculência, 481
Sugar pine, 169
Sulfeto de hidrogênio, 2
Sumiki, Y., 518
Sunbird, 395
Sycamore, 157
Symplocarpus foetidus, 79, 386, 387
Syringa vulgaris, 420, 512
- folha de, 466
Syrphus, 167
Szent-Györgyi, Albert, 1

T

T-DNA, 527
Tabaco, ver *Nicotiana tabacum*
- arbóreo, 527
- comercial, 527
- *maryland-mammoth*, 538
Tabebuia chrysantha, 618
Tabela métrica, 674
Taiga, 614, 632
- definição, 704
Talo, 704
Talófita, 704
Tamarix, raiz de, 438
Taraxacum officinale, 169, 384, 401
Tatraidrocanabinol, 406
Taxaceae, 348
Taxodium distichum, 349, 452
Taxonomia, 704
Taxonômicos, grupos, 159
- classes, 159
- divisões, 159
- famílias, 159
- ordens, 159
Taxus canadensis, 427
Taylor, D.W., 378
Tecido(s)
- definição, 704
- do caule, origem e crescimento, 455
- do corpo vegetal, 420
- - colênquima, 422, 433
- - e células componentes, 421
- - epiderme, 431, 433
- - esclerênquima, 423, 433
- - floema, 428, 433
- - parênquima, 421, 433
- - periderme, 433
- - sistemas de, 421
- - - dérmico, 421
- - - fundamental, 421
- - - vascular, 421
- - xilema, 424, 433
- vasculares
- - da folha, 460
- - do caule, 460
Teia alimentar, 601
Teleomorfo, 202
Télios, 220
- definição, 704
Teliosporos, 220
- definição, 704
Telófase I e II, 37, 117
- definição, 704
Teloschistes chrysophthalmus, 208
Temperatura atmosférica, 613
Tempo
- equivalente inglês, 674
- quantidade, 674
- símbolo, 674
- unidade fundamental, 674
- valor numérico, 674
Teoria
- celular, origem da, 15
- de Darwin, 13, 138
- do movimento da água, 578
Tépala, 705
Termodinâmica, leis da, 68
- primeira, 68
- segunda, 70
Termogênese, 79
Terra
- água da, 559
- correntes de ar, 616
- evolução, 1
- intemperismo da crosta terrestre, 556
- produtividade biológica da, 617
- vida sobre a, 612
Terrapene carolina triunguis, 601
Tétrade, 117
- definição, 705
Tetrasporângio, 254
- definição, 705
Tetrasporófito, 252
Tetrásporos, 254
- definição, 705
Thea sinensis, 404
Theobroma cacao, 404, 648
- cultivo no México, 643
Thermoplasma, 180
Thermopsis montana, 475
Thiobacillus, 174
Thiothrix, 179
Thomas Jefferson, 616
Thuja plicata, 505
Tidestromia oblongifolia, 623
Tigmomorfogênese, 548, 549
Tigmonásticos, movimentos, 547
Tilacóides, 17
- superfície interna de um, 97
Tilia americana, 424, 426, 428, 431, 457, 505
- caule da, 458, 487, 489
- - características externas, 494
- - cilindro vascular, 457
- - córtex, 457, 458
- - epiderme, 457
- - medula, 457
- - velho, 492
Tillandsia usneoides, 107
Tilos, 501
- definição, 705
Tmesipteris, 302, 303
Toadstool, 216
Tolypocladium inflatum, 193
Tomate, ver *Lycopersicon esculentum*
Tonoplasto, 16
- definição, 705
Totipotência, 525
- definição, 705
Toxicodendron radicans, 405
Transcrição gênica, regulando a, 134
Translocação, 585
- definição, 705
Transpiração, 574
- controle da, 575
- - cutícula, 575
- - estômatos, 575
- correntes de ar e, 577
- definição, 705
- taxa de, fatores que afetam a, 577
- temperatura e, 577
- umidade e, 577
Transposon, 705
Traqueíde, 705
Trebouxia, 206
Trentepohlia, 206
Trevo branco, ver *Trifolium repens*
Trichodesmium, 182
Tricógine, 201
- definição, 705
Tricomas, 431, 432
- definição, 705
Trifolium
- fixação do nitrogênio, 561
- *repens*, 143, 391
- - reprodução clonal, 596
- *subterraneum*, 547
Trigo, 419 ver também *Triticum aestivum*, 470
Trillium
- *erectum*, flores de, 113
- *grandiflorum*, 3
Triloboxylon ashlandicum, 335
Trimerophyta, 295, 299, 302
Triticale, 652
Triticosecale, 153
Triticum aestivum, 106, 153, 419, 423
- ápice do eixo caulinar, 411
- coifa, 411
- coleóptilo, 411
- coleorriza, 411
- cultivo, técnicas modernas, 649
- escutelo, 411
- folha de, 411, 470
- perda de água, 575
- radícula, 411
- simbioses fixadoras de nitrogênio e, 565
TRNA, 131
Tropismo, 534
- definição, 705
Tsuga
- *canadensis*, 505, 630
- *heterophylla*, 222, 609
Tubérculo, 479
- definição, 705
Tubos crivados, 428
Tulipas variegadas de Rembrandt, 188
Tulipeiro, ver *Liriodendron tulipifera*; Madeira
Tundra
- alpina, 614, 634
- definição, 705
- Ártica, 8, 614, 635
Túnica-corpo, 455
Tunicado, 602
Turgor, 59

U

Ubiquinona, 85
Ulmus, 401
- *americana*
- - caules, 494
- - varredura de cubo de madeira de, 501
- spp, 505
Ulothrix zonata, 265, 272
Ulva, 265, 266
Ulvophyceae, 264
Umbela, 705
Umbellularia californica, 647
Umidade, transpiração e, 577
Unicelular, 705
Uracila, 705
Uredínios, 220
Uredosporos, 220
Urtica spp, 626
Usnea hirta, 207
Utricularia vulgaris, 568

V

Vacúolo, 16, 22
- definição, 706
Valência, 665
Vanilla, 383, 388
- *planifolia*, 647
Vasil, V., 525
Vasos, 425
Vaucheria, 242
Vegetal
- biotecnologia, 524
- crescimento, 5
- - fatores externos, 534-551
- - - controle hormonal da floração, 543
- - - dormência, 545
- - - fotoperiodismo, 538
- - - frio e as respostas de floração, 547
- - - movimentos násticos, 547
- - - rastreamento solar, 549
- - - ritmos circadianos, 536
- - - tigmomorfogênese, 548
- - - tropismo, 534
Venação, 706
Ventricaria, 266

Verbascum thapsus, 433
Verme marinho, 602
Vernação circinada, 316
Vernalização, 547
- definição, 706
Veronicastrum virginicum, 464
Verrucaria serpuloides, 207
Vesículas, 221
Via(s)
- aeróbica, 82
- - cadeia transportadora de elétrons, 82
- - ciclo de Krebs, 82
- - fosforilação oxidativa, 86
- - oxidação do piruvato, 82
- anaeróbicas, 88
Vibrio harveyi, 530
Viburnum marginatum, 375
Vicia
- *faba*, 6
- - folíolos, 588
- spp, 639
Videira, gavinhas da, 481
Violetas, 144
Virginia sinesis, perda de água, 575
Viróides, 189
Virologia, 9
Vírus, 161, 184-190
- do mosaico do fumo, 186
- doenças de plantas, 187
- estrutura e replicação viral, 186
- natureza dos, 186
- origem dos, 189
Vitaminas, 73
Vitis, 478
- casca, 495
- *vinifera*, 519, 521, 640
Vittaria guineensis, elétron-micrografia de, 56
Volume
- equivalente inglês, 674
- quantidade, 674
- símbolo, 674
- unidade fundamental, 674
- valor numérico, 674
Volvox, 271
Von Humboldt, Alexander, 616
Von Sachs, Julius, 524
Voodoo lily, 79
Vries, Hugo de, 123

W

Wald, George, 94
Walking fern, 417
Wallace, Alfred Russel, 139, 379
Washingtonia filifera, 622
Watson, James D., 124
Wax myrtles, 181
Weinberg, G., 140
Welwitschia, 107, 348, 622
Went, Frits, 511, 534
Wilkesia, 150
- *gymnoxiphium*, 151
Wolffia, 355

X

Xanthium strumarium, 516, 539, 540, 543
Xanthomonas, 183
- *campestris*, 184
- cultivo na Ásia, 641
Xanthophyceae, 241
Xantofilas, 95
- definição, 706
Xenogamia, 367, 370
Xilema, 5, 296, 424
- definição, 706
- secundário, 496
Xiloglucano, açúcares constituintes do, 46

Y

Yabuta, T, 518
Yam, 157
Yellow lady´s slipper, 156
Yellowstone, a grande queimada de, 606
Yucca, flor de, 394

Z

Zamia pumila, 350
Zantedeschia, 355
Zanthoxylum
- *ailanthoides*, 142
- *dipetala*, 142
Zea
- *diploperennis*, 643
- *mays*, 14, 110, 160, 397, 438, 417 (ver também Milho)
- - cálcio na, 535
- - caule de, 457, 459
- - - metafloema, 462
- - - protofloema, 462
- - - protoxilema, 462
- - - vaso de metaxilema, 462
- - centros quiescentes, 440
- - citocina do, 515
- - classificação, 160
- - cloroplasto de uma folha de, 18
- - comprimento das espigas, 119
- - elétron-micrografias de estômatos de, 432
- - endocitose em células da, 65
- - espiroplasmas em células de, 180
- - estômato no, 577
- - feixe de filamentos de actina, 27
- - folhas, 465, 469
- - herbicida atrazine e, 514
- - pedaço da folha de, 105
- - perda de água, 575
- - raiz, 439, 440, 448
- - rotação de, 562
- - sistema radicular, 438
- - via de fixação de carbono em, 103
Zeatina, 515
- definição, 706
Zigadenus fremontii, 393
Zigomiceto, 167, 195, 594
Zigomorfa, 706
Zigosporângio, 195, 196, 197
Zigósporo, 706
Zigoto, 706
Zinco, 553
- concentração em plantas sadias, 555
- forma de absorção, 555
- funções importantes, 555
Zingiber officinale, 646
Zinnia elegans, 513
Zona
- de abscisão, 473
- de células-mãe centrais, 455
Zoomastigota, 227, 245
Zooplâncton, 227
Zoósporos, 228
Zooxantelas, 243, 244
Zosterophyllophyta, 299, 302
Zosterophyllum, 295, 302
Zygocactus truncatus, 187
Zygomycota, 195

Nome: Emerson Wagner Pinno
Rua Spartaco Astolfi nº 1264
Bairro Spartaco Astolfi
Eldorado - Mato Grosso do Sul
Cep: 79970-000
Telefone: 067 473-1805